

**VERHALTENSPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN
ZUR FREQUENZUNTERSCHEIDUNG UND EMPFINDLICHKEIT
DURCH DAS SEITENLINIENORGAN
DES BLINDEN HÖHLENFISCHES ANOPTICHTHYS JORDANI
(HUBBS ET INNES)**

DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DES GRADES
„DOKTOR DER NATURWISSENSCHAFTEN“

Bärbel Frühbeis

Diss. Mann.
1904

VERHALTENSPHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN
ZUR FREQUENZUNTERSCHIEDUNG UND EMPFINDLICHKEIT
DURCH DAS SEITENLINIENORGAN
DES BLINDEN HÖHLENFISCHES ANOPTICHTHYS JORDANI
(HUBBS ET INNES)

D I S S E R T A T I O N
ZUR ERLANGUNG DES GRADES
" D O K T O R
D E R N A T U R W I S S E N S C H A F T E N "

AM FACHBEREICH ZOOLOGIE
DER JOHANNES GUTENBERG UNIVERSITÄT
IN MAINZ

BÄRBEL FRÜHBEIS
GEBOREN IN FRANKFURT AM MAIN

MAINZ, 1984

Dekan:

Prof. Dr. Aloysius Wild, Mainz

1. Berichterstatter:

Prof. Dr. Christoph v. Campenhausen, Mainz

2. Berichterstatter:

Prof. Dr. Werner von Seelen, Mainz

Tag der mündlichen Prüfung: 18. Juli 1984

上
山
怕
慢
人

DER HOHE BERG FÜRCHTET DEN
LANGSAMEN WANDERER

(chinesische Weisheit)

-- für P+M in Liebe und Dankbarkeit --



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41554402_0056

Herrn Prof. Dr. C. v. Campenhausen möchte ich für die Anregung zur Bearbeitung dieses Themas wie auch für seine allzeitige Unterstützung sehr herzlich danken.

Außerdem möchte ich allen Institutsmitgliedern für die gute Zusammenarbeit Dank sagen, insbesondere Frau Dr. C. Neumeyer und Herrn Dr. Hassan, die mir mit Rat und Tat stets zur Seite standen, nicht nur bei sachlichen Problemen. Herr Dr. Behrend und Herr Petzold halfen mir jederzeit bei technischen Schwierigkeiten.

Herr Wahnsiedler und seine Werkstatt bauten Teile der Versuchsanordnung zusammen, Frau Grosz war für photographische Arbeiten zuständig, und Herr Hoch und Herr Krebs leisteten sehr vielseitige Hilfestellungen.

INHALTSVERZEICHNIS

Seite:

A. EINLEITUNG	1
B. MATERIAL UND METHODE	
I. Versuchstiere	5
II. Versuchsanordnung	5
III. Versuchsdurchführung	
1. Frequenzunterscheidung	
a) Vordressur	12
b) Versuchsverlauf	13
2. Amplituden-Schwellen-Messung	14
C. ERGEBNISSE	
1a. Ergebnisse der Frequenzunterscheidung	17
b. Zusatzversuche und Ergebnisse	27
2. Ergebnisse der Amplituden-Schwellen-Messung	30
D. HYDRODYNAMISCHE GRUNDLAGEN DER VERSUCHE	33
E. DISKUSSION DER DRESSURMETHODE	
1. Interpretation des Lernvorganges	38
2. Problem des Abstandes	39
3. Betrachtung anderer Orientierungsparameter	40
D. DISKUSSION	
I. Betrachtung der Ergebnisse der Verhaltensversuche	41
II. Feinstrukturen des Seitenlinienorgans und Interpretation im Hinblick auf meine Ergebnisse	44

III. Betrachtung eines Konzepts für die Zusammenarbeit von Seitenlinie und Gehör	52
IV. Vergleich der Ergebnisse mit denen anderer Autoren:	
1. Zur Frequenzunterscheidung	57
2. Zur Amplituden-Schwelle	58
3. Zu einer anderen Hypothese über die Zusammenarbeit von Seiten- linie und Gehör	62
G. ZUSAMMENFASSUNG	64
H. LITERATURVERZEICHNIS	66
ANHANG MIT TABELLEN UND EINZELKURVEN	74

A. EINLEITUNG

Das Seitenlinienorgan wurde seit 1664 als Drüsenorgan angesehen, das der Schleimproduktion diene (LEYDIG, 1868). 1850 äußerte LEYDIG die Vermutung einer sensorischen Funktion des Organs, 1868 beschrieb er es als "Organ eines sechsten Sinnes", das "vorzugsweise für den Aufenthalt im Wasser berechnet sein möge". Die einzelnen "Bildungen" seien "irgendeiner Empfindung dienende Endapparate des Nervensystems, mit anderen Worten, Sinnesorgane". Schon er stellte die auffallende Ähnlichkeit zu Strukturen im Hörsystem fest. HOFER zeigte 1908 als erster schlüssig, daß das "Seitenorgan" empfindlich für schwache Wasserbewegungen ist.

Im Laufe der Forschung bis heute wurden die Strukturen und ihre Funktionen weitgehend aufgeklärt. Das Seitenlinienorgan ist ein dem Wasserleben angepaßter Mechanorezeptor, der in Form von Kanal-, Rinnen- und Grubenorganen sowie freien, in der Epidermis verstreuten Sinneshügeln (Neuromasten) auftritt. Man findet Seitenlinienorgane bei primär im Wasser lebenden Wirbeltieren (Cyclostome, Fische, Amphibien). Das System reagiert auf Wasserströmungen (DIJKGRAAF, 1934; SAND, 1937; GÖRNER, 1963), lokale Druckunterschiede (DIJKGRAAF, 1934, 1952) und niederfrequente Vibrationen (z.B. JIELOF, SPOOR, DE VRIES, 1952; KUIPER, 1956; FLOCK, 1965).

Der blinde mexikanische Höhlensalmmler *Anoptichthys jordani* eignet sich gut für Untersuchungen des Seitenlinienorgans im Verhaltensexperiment. Er besitzt im Vergleich zu anderen Teleosteen ein gut ausgebildetes Neuromastensystem, insbesondere eine außergewöhnliche Vielzahl und Dichte freier Neuromasten an Kopf und Rumpf (SCHEMMEL, 1967). Aufgrund genetisch bedingter Reduktion des Sehsystems ist bei ihm keine visuelle Orientierung möglich (außer Wahrnehmung von Helligkeitsunterschieden: BREDER, GRESSER, 1941; KUHN, KÄHLING, 1954; KÄHLING, 1961; GERTYCHOWA, 1970; HOCH, 1982). Dies ist wichtig im Gegensatz zu sehenden Versuchstieren, die man, um visuelle Orientierung auszuschließen, operativ blenden muß. Dieser Eingriff hat jedoch u.U. Veränderungen des Gesamtverhaltens zur Folge.

Durch das Fehlen visueller Information ist für den mexikanischen Höhlenfisch das Seitenlinienorgan ein wichtiger Eingangskanal für die Orientierung im Raum. Diese Orientierung beinhaltet das Erkennen sich im Wasser bewogender Dinge wie Beutetiere, Artgenossen und Feinde, und das Erkennen des stationären Lebensraumes wie z.B. Aquarienwände, Steine und Pflanzen. Die Wahrnehmung stationärer Gegenstände wurde bei *Anoptichthys jordani* u.a. von HAHN (1960), GERTYCHOWA (1970), RIESS (1973) und WEISSERT (1979, 1980) untersucht. Es zeigte sich, daß die Fische in der Lage sind, stationäre Gegenstände zu erkennen und gewisse Parameter wie Formen oder Stababstände zu unterscheiden und zu erlernen (v.CAMPENHAUSEN, RIESS, WEISSERT, 1981; WEISSERT, v.CAMPENHAUSEN, 1981). Aus diesen Ergebnissen wurde die sog. Strömungsfeld-Hypothese entwickelt: Der durch das Wasser gleitende Fisch erzeugt ein Strömungsfeld um seinen Körper, das durch Hindernisse in der Umgebung modifiziert wird. Diese Änderungen nimmt er mit Hilfe seines Seitenlinienorgans wahr.

Die Tiere sind auch in der Lage, bewegte Objekte wahrzunehmen, z.B. Wasserflöhe. LIER (1978) fand heraus, daß die Bewegung der entscheidende Parameter für diese Orientierungsleistung war. Es ist möglich, diese von Wasserflöhen ausgehenden Bewegungsreize durch oszillierende Kugeln zu simulieren. Dies bietet den Vorteil eines reproduzierbaren Reizes, bei dem Amplitude und Frequenz kontrolliert werden können. Außerdem wiesen HARRIS und VAN BERGEIJK (1962) diese Art von Bewegungen als Reize für das Seitenlinienorgan nach.

Mit Hilfe elektrophysiologischer, anatomischer und histologischer Untersuchungen (u.a. SAND, 1937; TRUJILLO-CENOZ, 1961; GÖRNER, 1961, 1963; HARRIS und VAN BERGEIJK, 1962; VAN BERGEIJK und ALEXANDER, 1962; FLOCK, 1965) wurden die Physiologie und die morphologischen Feinstrukturen des Seitenlinienorgans weitgehend aufgeklärt. Auch einige Verhaltensuntersuchungen wurden durchgeführt, die sich vorwiegend mit der Empfindlichkeit des Organs und mit den Folgen von Ausschaltungen beschäftigten (BLECKMANN, 1980; MÜLLER und SCHWARTZ, 1982; ELEPFANDT, 1982). Seitenlinienorgane spielen z.B. beim Schwarmverhalten

von Fischen eine Rolle (u.a. PARTRIDGE und PITCHER, 1979). Man hat jedoch noch immer keine exakte und belegbare Gesamtvorstellung von den Fähigkeiten, die Fische speziell aufgrund ihrer Seitenlinienorgane besitzen.

Ziel meiner Untersuchung war es, einen Beitrag zur Lösung dieses Problems zu liefern. Zu diesem Zweck beschäftigte ich mich mit der Wahrnehmung und Unterscheidung von Vibrationsreizen. In einem Vorversuch (1981) hatte ich festgestellt, daß die Tiere im Wasser vibrierende Kugeln wahrnehmen, lokalisieren und anschwimmen konnten. In einem Dressurversuch hatten sie gelernt, zwei mit verschiedenen Frequenzen vibrierende Kugeln zu unterscheiden. Ich bestimmte die Unterscheidungsschwellen für die Frequenz 10 Hz: sie lagen bei 7 Hz (-3 Hz) und 15 Hz (+5 Hz). Nach dieser Untersuchung konnte ich davon ausgehen, daß die Fische lernen können, Vibrationsreize verschiedener Frequenzen zu unterscheiden. Es stellte sich die Frage, ob und in welcher Weise diese Fähigkeit in einem größeren, für das Seitenlinienorgan adäquaten Frequenzbereich vorhanden ist. Zu diesem Zweck wurden spezielle Versuchsanordnungen verwendet und allgemeine Dressurmethoden entwickelt, die es ermöglichten, die Versuchstiere ohne ständiges Neu- und Umlernen in einem größeren Frequenzbereich zu untersuchen.

Meine Untersuchungen geben Aufschluß über die Empfindlichkeit der Versuchstiere für Vibrationsreize; sie zeigen das Vorhandensein und den Umfang des Frequenzunterscheidungsvermögens. Die Ergebnisse sind auch für das Verständnis von Unterscheidungsleistungen bei stationären Objekten von Interesse.

Mit Hilfe verschiedener Gittermuster (variable Stabdicken und -abstände) wird zur Zeit das räumliche Auflösungsvermögen des mexikanischen Höhlenfisches untersucht (FUNCK, 1984). Dieses hat auch einen zeitlichen Aspekt, da sich nach der Strömungsfeld-Hypothese die Objekte in Form von Änderungen der Strömungsgeschwindigkeit in Raum und Zeit auf der Fischhaut abbilden. Aus dem räumlichen Auflösungsvermögen kann man mit Daten der Schwimgeschwindigkeit und der Abstände der Tiere vom Muster das zeitliche Auflösungsvermögen berechnen (HASSAN, in

Vorbereitung). Der Vergleich der berechneten Werte mit meinen Ergebnissen ist somit für den Ausbau der Strömungsfeld-Hypothese von Interesse. Die Untersuchungen liefern wichtige Details zur Gesamtvorstellung der Funktion des Seitenlinienorgans für den Fisch.

B. MATERIAL UND Methode

I. VERSUCHSTIERE

Die 10 Versuchstiere waren adulte mexikanische Höhlenfische (*Anoptichthys jordani*), die aus einer Nachzucht des Instituts und aus dem Handel stammten. Die 6 Weibchen und 4 Männchen hatten Körperlängen von 4,5 cm bis 6 cm. Sie waren aus einer größeren Zahl von Tieren ausgesucht.

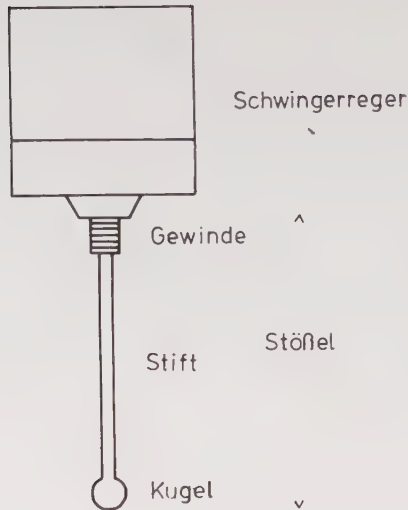
Das Frequenzunterscheidungsvermögen untersuchte ich mit 8 Tieren, 4 Weibchen und 4 Männchen. Sie wurden einzeln in ihren Versuchsbecken gehalten. Die beiden Tiere, mit denen ich die Amplitudenschwelle bestimmte, lebten zusammen in einem Aquarium und wurden zum Versuch jeweils umgesetzt. Das Umsetzen erfolgte mit einem kleinen Gefäß, um eventuelle Verletzungen der Haut zu vermeiden.

II. VERSUCHSANORDNUNG

Die 8 Versuchsbecken hatten eine Größe von jeweils 30 cm x 20 cm x 20 cm und waren mit je 8-9 Litern Wasser gefüllt. In allen Becken war ein kleines, speziell angefertigtes Filter angebracht, das auch für die nötige Durchlüftung sorgte. Während der Versuche wurde die Filteranlage abgeschaltet. Die Messung der Amplitudenschwelle wurde in einem größeren Aquarium (40 cm x 40 cm x 20 cm) durchgeführt.

Die Reize wurden durch zwei Schwingerreger (Brüel & Kjaer, Typ 4810) erzeugt, die je einen Stößel auf- und abbewegten. Diese Stößel, mit einem Gewinde an den Schwingerregern befestigt, bestanden aus einem 7 cm langen Metallstab (Kanülenstahl, hohl, Durchmesser 2 mm) und einer Plastikkugel (Durchmesser 6 mm) am unteren Ende (Abb. 1). Die Größe der Kugel sollte in einem günstigen Verhältnis zur Größe des Fisches stehen (ca. Beutegröße); der Stift sollte möglichst dünn sein, konnte aber aus Stabilitätsgründen eine gewisse Dicke nicht unterschreiten.

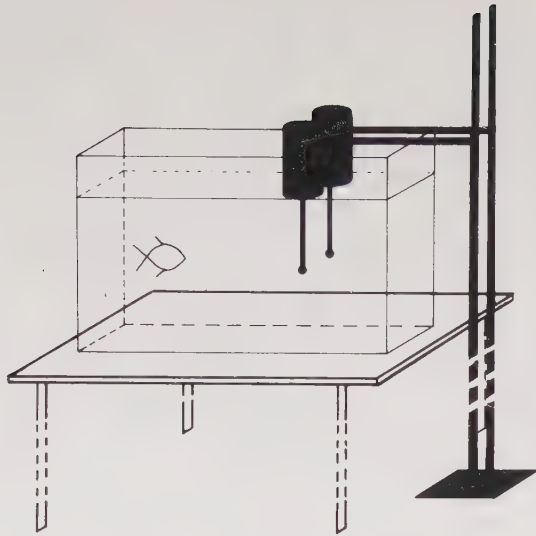
Abb. 1:



Schwingerreger mit Stößel
(nicht maßstabgerecht)

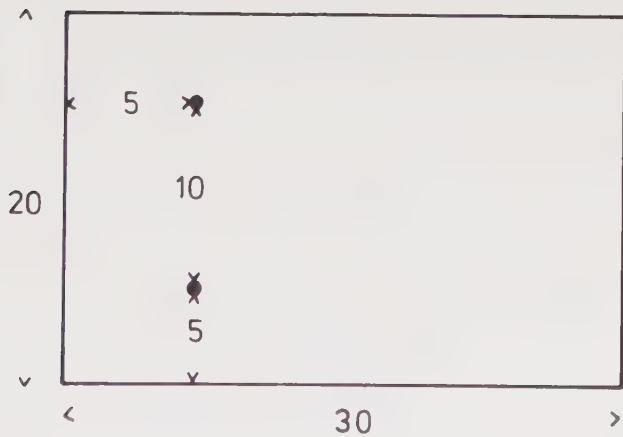
Die Schwingerreger waren am schwenkbaren Arm eines massiven, fahrbaren Metallgestells befestigt. Dieses stand auf dem Boden und berührte den Tisch, auf dem die Versuchsbecken standen, nicht. Die Schwingerreger konnten um den Tisch bewegt und in die verschiedenen Versuchsbecken gebracht werden. Die Stößel hatten einen Abstand von 10 cm voneinander und tauchten 5 cm von den Wänden entfernt ins Wasser (Abb. 2 und 3). Die Eintauchtiefe der Kugeln betrug 5 cm.

Abb. 2:



Übersicht: Versuchsanordnung (nicht maßstabgerecht)

Abb. 3:



Anordnung der Stöbel im Versuchsbecken (Angaben in cm)

Die Schwingererregung wurden durch Frequenzgeneratoren (Schlumberger, SG 1271) und Verstärker (Brüel & Kjaer, Typ 2706) betrieben. Durch Einbau eines Schalters konnten die beiden Verstärkerausgänge wechselweise auf die Schwingererregung gegeben werden. Mit einem Oszillographen (Textronix, D 10) konnte der Spannungsabfall zwischen Verstärker und Wandler an einem 3,3 Ohm Widerstand gemessen werden. Dieser Spannungsabfall ist proportional dem Strom, der durch den Schwingererregung fließt; dieser ist wiederum proportional der Kraft, die der Schwingererregung erzeugt. Abb. 4 zeigt das Schaltbild. Die Bewegung der Schwingererregung ist fast geradlinig. Die in Querrichtung wirksame Beschleunigung beträgt weniger als 3 %, so daß die seitliche Bewegung vernachlässigbar gering ist.

Für die Versuche war es notwendig, Frequenz und Amplitude der Stoßbewegung genau zu bestimmen. Die Frequenzen wurden mit den Frequenzgeneratoren erzeugt und mit Hilfe eines Frequenzzählers (Hewlett-Packard, 5326 A) exakt eingestellt. Zum Einstellen der Amplitude wurden die Stoßbewegungen im Wasser mit einem piezoelektrischen Beschleunigungsaufnehmer (Brüel & Kjaer, Typ 4371) gemessen, der zwischen Schwingererregung und Stoß befestigt wurde. Mit Hilfe des dazugehörigen Ladungsverstärkers (Brüel & Kjaer, Typ 2635) und des Oszillographen konnte ich Beschleunigung, Geschwindigkeit und den zurückgelegten Weg des Stoßes bestimmen.

Bei der Untersuchung der Frequenzunterscheidungsfähigkeit sollte die Amplitude der Stoßbewegung konstant gehalten werden. Da jedoch bei verschiedenen Frequenzen die Verstärker nicht linear arbeiten, außerdem die Dämpfung im Wasser unterschiedlich ist, veränderte sich auch die Amplitude. So mußte sie bei jeder Frequenzeinstellung nachreguliert werden. Um dies zu erleichtern, führte ich eine Amplituden-Eichmessung durch: Bei allen zu testenden Frequenzen regelte ich die Amplitude der Stoßbewegung auf 1 mm ein (gemessen mit dem Beschleunigungsaufnehmer) und registrierte gleichzeitig am Oszillographen die dazu benötigte Eingangsspannung. So konnte ich bei der Versuchsdurchführung ohne den hochempfindlichen Beschleunigungsaufnehmer arbeiten und die Amplitude durch Einstellung der entsprechenden Spannung konstant halten.

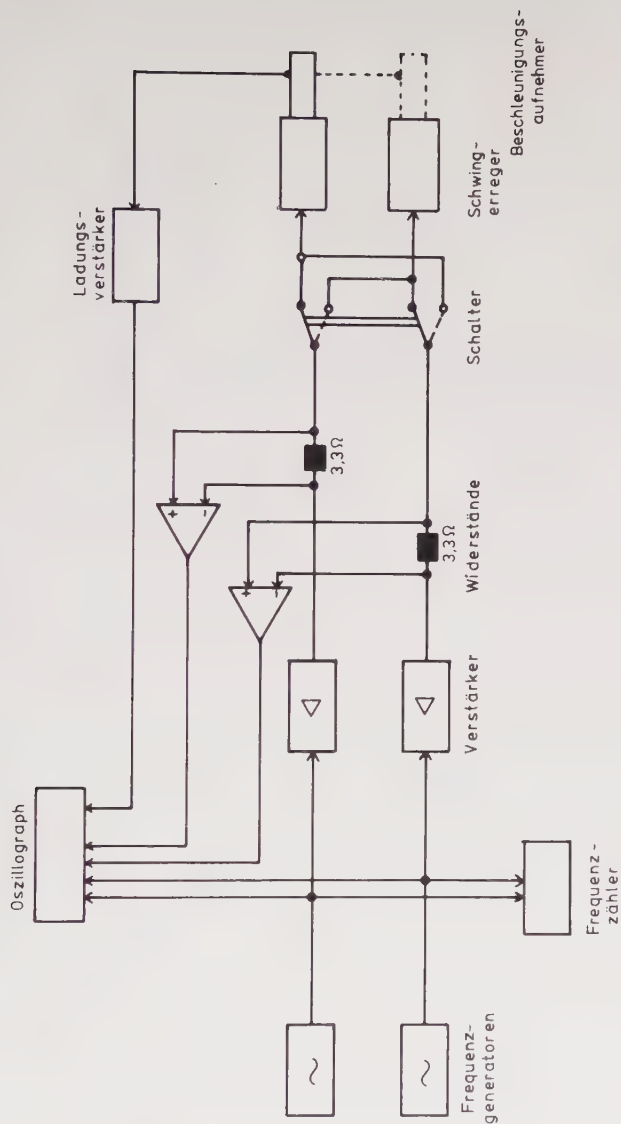
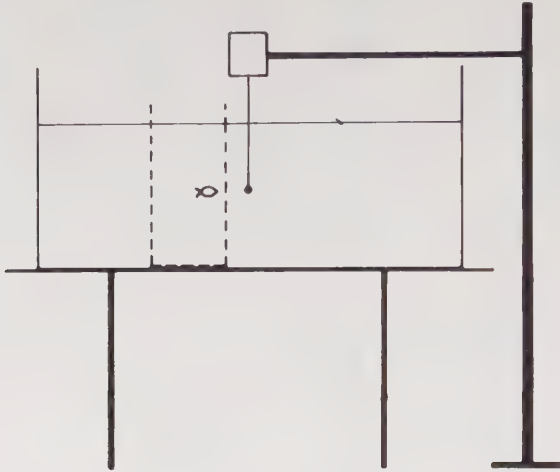


Abb. 4: Versuchsanordnung: Schaltbild

Bei der Amplituden-Schwellen-Messung benutzte ich ein großes Aquarium (40 cm x 40 cm x 20 cm) und ließ nur einen der beiden Stößel etwa in der Mitte ins Wasser eintauchen (Abb. 5).

Abb. 5:



Übersicht: Versuchsanordnung (nicht maßstabgerecht)

Die Frequenzeinstellung erfolgte wie oben beschrieben. Die Amplitude wurde kontinuierlich verringert mit Kontrolle der Spannung am Oszillographen. Die im Versuch ermittelten Schwellenwert-Amplituden wurden mit dem Beschleunigungsaufnehmer wie oben beschrieben gemessen. Bei dieser Untersuchung wurde der Stößel durch eine elektronische Schaltung weich angeschaltet, d.h. er erreichte die eingestellte Schwingungsamplitude erst nach 30 ms. Auf diese Weise wurde ein Anfangsklick und damit verbundene Störreize vermieden. Bei der Untersuchung der Frequenzunterscheidungsfähigkeit war dieses Weich-Anschalten nicht nötig, da beide Stößel gleichzeitig angeschaltet wurden, somit die Klicks nicht zur Entscheidung beitragen konnten.

Auf Details der Hydrodynamik unter meinen Versuchsbedingungen gehe ich in Kapitel D auf Seite 33 ein.

Die Versuche zur Frequenzunterscheidung wurden von August 1981

bis Frühjahr 1983 durchgeführt, jene zur Amplitudenschwelle von Frühjahr bis November 1983. Die Wassertemperaturen schwankten je nach Jahreszeit zwischen 20 und 25°C.

III. VERSUCHSDURCHFÜHRUNG

1. FREQUENZUNTERSCHIEDUNG

a. VORDRESSUR

Als physikalischen Reiz bekamen die Fische in ihren Versuchsbekken Wasserbewegungen geboten, die von den beiden vibrierenden Stößeln erzeugt wurden. Die Amplitude der Stößelbewegungen wurde mit Ausnahme eines Zusatzversuches auf 1 mm konstant gehalten.

Zunächst sollten die Tiere lernen, bei Reizgabe einen der vibrierenden Stößel anzuschwimmen. Dazu gab ich simultan gleiche Frequenzen auf beide Stößel und belohnte die Tiere jedesmal, wenn sie zu einem der beiden schwammen. Als Belohnung verwendete ich eine bereits erprobte pastenartige Futtermischung (Weissert, mündl. Mittlg.) aus Trockenfutter (Tetramin), roten Mückenlarven, Milchpulver, Wasser und Traganth (zum Andicken). Sie wurde in eine Injektionsspritze gefüllt, deren Spitze mit einem Plastikschauch verlängert war. So konnten die Fische ungefährdet Futter abnehmen. Wichtig war außerdem, daß auf diese Weise eine Fütterung direkt am Reizort (Stößel) möglich war. Ich betätigte die Futterspritze mit der Hand.

Nach kurzer Zeit (1-2 Wochen) hatten die Tiere gelernt, bei Reizgabe zu einem der vibrierenden Stößel zu schwimmen. Meist schnappten sie dort nach der Kugel, wohl auf Suche nach Futter. Als nächstes bot ich simultan zwei verschiedene Frequenzen. Ich beobachtete, daß alle Tiere spontan die höhere bevorzugten. Eine versuchte Dressur auf die niedrigere Frequenz scheiterte. So begann ich, die 8 Versuchsfische auf Anschwimmen der jeweils höheren Frequenz zu dressieren, indem ich nur dort mit Futter belohnte. Bestrafung gab es nicht; manchmal verscheuchte ich sie allerdings durch einen leichten "Schlag" mit dem Futerschauch vom "falschen" Stößel. Bei dieser Dressur bot ich ständig wechselnde Frequenzpaare, z.B. 10/30 Hz, 50/70 Hz, 20/50 Hz, bei denen ich sicher war (durch meinen Vorversuch 1981), daß die Fische sie gut unterscheiden konnten.

Nach ca. 4 Monaten hatten alle Tiere gelernt, die jeweils höhere Frequenz mit Wahlhäufigkeiten bis zu 91 % anzuschwimmen. Ein Beispiel zeigt Tabelle 1. In den folgenden Monaten führte ich kontinuierlich Messungen durch.

Tabelle 1:

Fisch	Frequenz ^a paar (Hz)	Wahlhäufig- keit des rich- tigen Stößels	Datum
II	10/20	90 %	28. 7. 81
VI	15/30	80 %	4. 8. 81
IV	40/60	90 %	16. 8. 81
I	20/40	95 %	20.8. 81
III	55/70	80 %	4. 9. 81

b. VERSUCHSVERLAUF

Der Frequenzbereich von 10-100 (120) Hz wurde in Zehnerschritten durchgetestet, d.h. ich ermittelte die Unterscheidungsschwellen für die Frequenzen 10, 20, 30, ... 100 (120) Hz. Als Wahlkriterium wertete ich die erste (und meist einzige) Entscheidung des Fisches während einer Reizperiode: Sobald die Stößel vibrierten, schwammen sie einen von beiden an und schnappten dort nach der Kugel. Sie wechselten während einer Reizperiode fast nie zum anderen Stößel. Nach "richtiger" Entscheidung wurden sie am Reizort mit Futter belohnt. Eine Reizperiode dauerte 1-2 Minuten, danach war eine ebenso lange Pause. Bei richtiger Wahl wurden die Tiere am Ende der Reizperiode, d.h. nach 40-90 sec, fast immer belohnt. Jedes Frequenzpaar testete ich mit jedem Fisch 20 mal hintereinander. Ein Meßwert repräsentiert je 20 Wahlen von 8 Fischen, also 160 Wahlen.

Die Methode der Messung der Frequenzunterscheidungsfähigkeit soll am Beispiel von 40 Hz erklärt werden: Ich begann mit einem Frequenzpaar, von dem ich annahm, der Fisch

könne es gut unterscheiden, in diesem Fall 40 Hz gegen 30 Hz. Dann näherte ich die Vergleichsfrequenz allmählich an, d.h. ich testete 40 Hz gegen 32, 34, 35 und 36 Hz, bis der Fisch beide Stöße mit ca. 50 % Wahlhäufigkeit anschwamm und damit anzeigte, daß er die beiden Frequenzen nicht mehr unterscheiden konnte. Auf diese Weise untersuchte ich die Unterscheidungsfähigkeit nach "unten" (zur niedrigeren Frequenz hin), aber auch nach "oben", also 40 Hz gegen 50, 49, ... Hz, jedesmal bis zur 50 %-Wahlhäufigkeit. Jedoch ergab sich durch die Dressur auf die höhere Frequenz ein Unterschied: Bei der Messung nach "unten" blieb die "richtige" (höhere) Frequenz konstant, der untere, "falsche" Wert wurde angenähert. Bei der Messung nach "oben" änderte sich die "richtige" Frequenz, da sie der niedrigeren Referenzfrequenz angenähert wurde. Auf diese Weise untersuchte ich die Frequenzunterscheidungsfähigkeit des mexikanischen Höhlenfisches im Bereich zwischen 10 Hz und 100 (120) Hz. Die obere Grenze ergab sich aus technischen Gründen: es war nicht möglich, die Vibrationsamplitude von 1 mm bei höheren Frequenzen beizubehalten.

2. AMPLITUDEN-SCHWELLEN-MESSUNG

Das große Problem bei der Schwellenmessung ist die Abstandsabhängigkeit der Amplitude vom Reizort. In dem Bereich, in dem ich arbeite, im sog. Nahfeld der Kugel (siehe Kapitel D, Seite 33), nimmt die Amplitude mit der 3. Potenz des Abstandes ab. Das bedeutet, daß der Abstand zwischen Reiz und Empfänger meßbar sein muß, damit man die Reizgröße am Ort der Wahrnehmung bestimmen kann. Dies ist bei einem frei umherschwimmenden Fisch kaum möglich. Deshalb entschloß ich mich, ihn in einen runden Drahtkäfig (Durchmesser 10 cm) einzusperren, den ich in die Mitte eines großen Aquariums (40 cm x 40 cm x 20 cm) gestellt hatte. Im Gegensatz zu seinem Verhalten in sehr kleinen Gefäßen zeigte er hier keine auffallende Erregung, wohl weil an dem großmaschigen Draht kaum Staudruck entstand. Durch diese Maßnahme hatte ich erreicht, daß der Fisch sich zwar räumlich be-

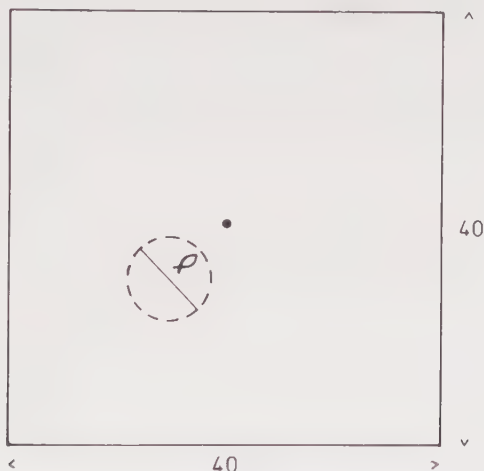
grenzt, so doch normal bewegen konnte.

Nun befestigte ich den Stößel außerhalb des Käfigs in geringer Entfernung (etwa 3 cm von der nächstliegenden Käfigwand). Damit war ich zwar noch immer nicht in der Lage, den Abstand zwischen Stößel und Fisch exakt zu bestimmen, doch konnte ich mit dem meßbaren Abstand Stößel-Käfigwand den Minimalabstand zwischen Reiz- und Wahrnehmungsort festlegen. Dies entsprach der Situation, in der der Fisch sich an der nächst zum Stößel liegenden Käfigwand aufhielt. Daraus konnte ich die Maximalamplitude errechnen, die den Fisch als Reiz erreichen konnte.

Als nächstes ließ ich den Stößel vibrieren und beobachtete die Reaktion des Fisches. Dieser versuchte, bedingt durch die Vordressur, zu dem Stößel hinzuschwimmen, wurde aber an der Käfigwand aufgehalten. So begann er, in Richtung der vibrierenden Kugel an der Käfigwand auf- und abschwimmend nach Futter zu suchen. Bei diesem Verhalten belohnte ich ihn mit Futter. Sobald der Stößel still stand, schwamm der Fisch ruhig im Käfig umher.

Um eine Meßgröße für die Reaktion des Fisches zu erhalten, teilte ich den Käfig mit einem Strich auf dem Aquarienboden in zwei Hälften, eine dem Stößel zugewandte und eine abgewandte, wie Abbildung 6 zeigt.

Abb. 6:



Anordnung von Stößel und Käfig im Versuchsbecken
(Angaben in cm; nicht maßstabgerecht)

Dann bestimmte ich mit Hilfe von zwei Stoppuhren die Aufenthaltsdauer des Fisches in den beiden Hälften. Bei ruhendem Stössel hielt er sich etwa gleich lang in den beiden Hälften auf, bei Vibration hingegen war er bis zu 100 % der Zeit in der dem Stössel zugewandten Hälfte und suchte dort an der Käfigwand nach Futter. Diese Aufenthaltszeit in der "richtigen" Hälfte des Drahtkäfigs nahm ich als Maß für die Reaktion des Fisches.

Bei der eigentlichen Messung war der Stössel exakt in 3 cm Entfernung von der Käfigwand befestigt. Ich ließ ihn 30 sec lang vibrieren und stoppte während dieser Reizzeit die Aufenthaltsdauer des Fisches in der richtigen Käfighälfte. Anschließend ließ ich den Stössel noch einige sec weiter vibrieren und belohnte den Fisch, nach richtiger Wahl, mit Futter. Diese Belohnung erfolgte nicht regelmäßig und auch nur nach deutlicher Reaktion. Im Schwellenbereich belohnte ich selten, um Ab- und Umdressur zu vermeiden. Auf jeden Fall wurde der Fisch nie während der Testzeit belohnt, um nicht die Reaktion und damit das Meßergebnis zu verfälschen. Auf jede Reizperiode folgte eine Pause von ca. 1 Minute. Es wurden die Frequenzen 10-100 Hz in Zehnerschritten, anschließend 125, 150, 200, 300 und 500 Hz getestet. Die Vibrationsamplitude wurde allmählich verringert, bis der Fisch sich etwa gleich lang in beiden Käfighälften aufhielt, also keine Reaktion mehr zeigte. Als Schwellenkriterium wertete ich 20 sec Aufenthaltsdauer in der richtigen Hälfte (bei 30 sec Reizperiode). Jeder Amplitudenwert wurde mit zwei Versuchstieren mehrere Male getestet.

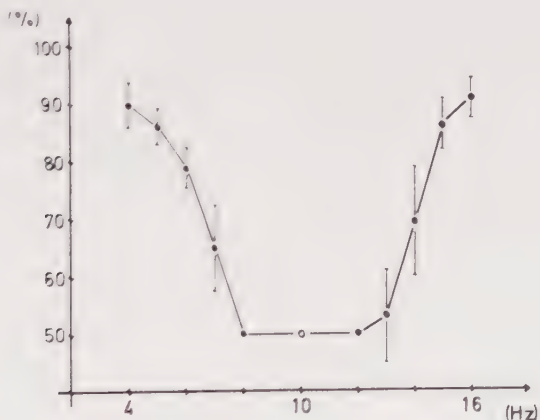
C. ERGEBNISSE

1a. ERGEBNISSE DER VERSUCHE ZUR FREQUENZUNTERSCHIEDUNG

Im folgenden sind die Ergebnisse der Untersuchungen zum Frequenzunterscheidungsvermögen graphisch dargestellt.

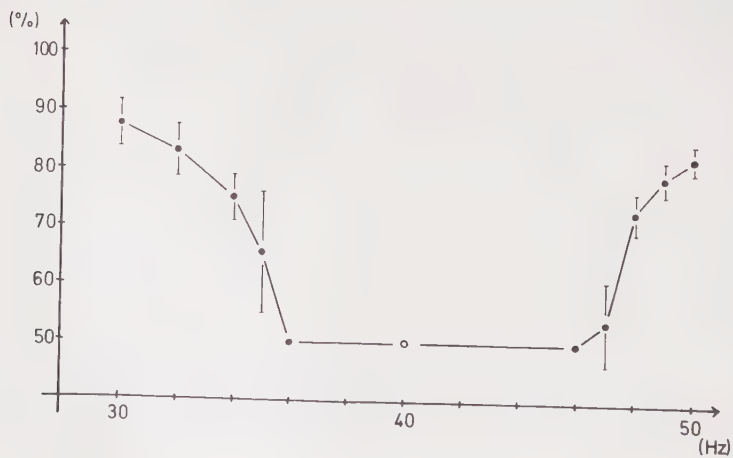
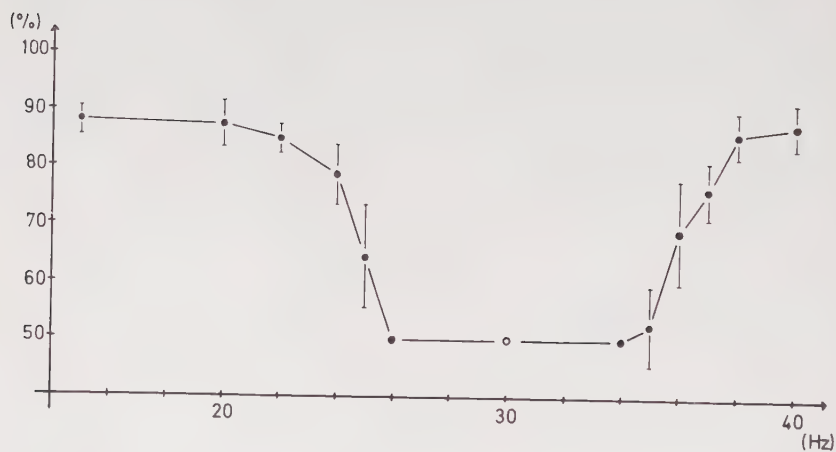
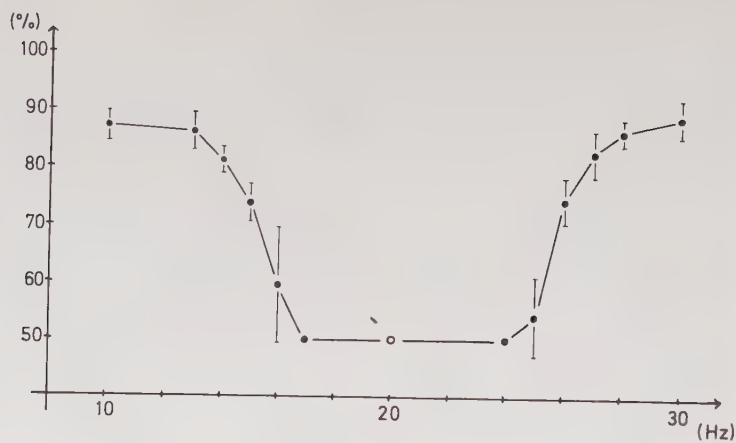
Die Abbildungen 7 bis 11 zeigen die Unterscheidungskurven als Mittelwertkurven aller untersuchten Fische. Auf der X-Achse sind die Frequenzen in Hz aufgetragen, auf der Y-Achse die prozentualen Wahlhäufigkeiten des richtigen Stößels als Mittelwerte der 8 Versuchstiere. Jeder Punkt (o) der Kurve entspricht einem Mittelwert aus 160 Wahlen. Die Balken geben die Standardabweichungen an. Der mit o bezeichnete Wert ist kein Meßwert; er symbolisiert diejenige Frequenz, für die die Unterscheidungsfähigkeit untersucht wurde. Der Wert 50 % drückt aus, daß beide Stößel mit der gleichen Häufigkeit gewählt wurden, die Fische also die beiden Frequenzen nicht mehr voneinander unterscheiden konnten.

Abb. 7:



Frequenzunterscheidungs-Kurve für die Frequenz 10 Hz

Folgende Seite: Abb. 8: Frequenzunterscheidungs-Kurven für
die Frequenzen 20 Hz, 30 Hz und 40 Hz



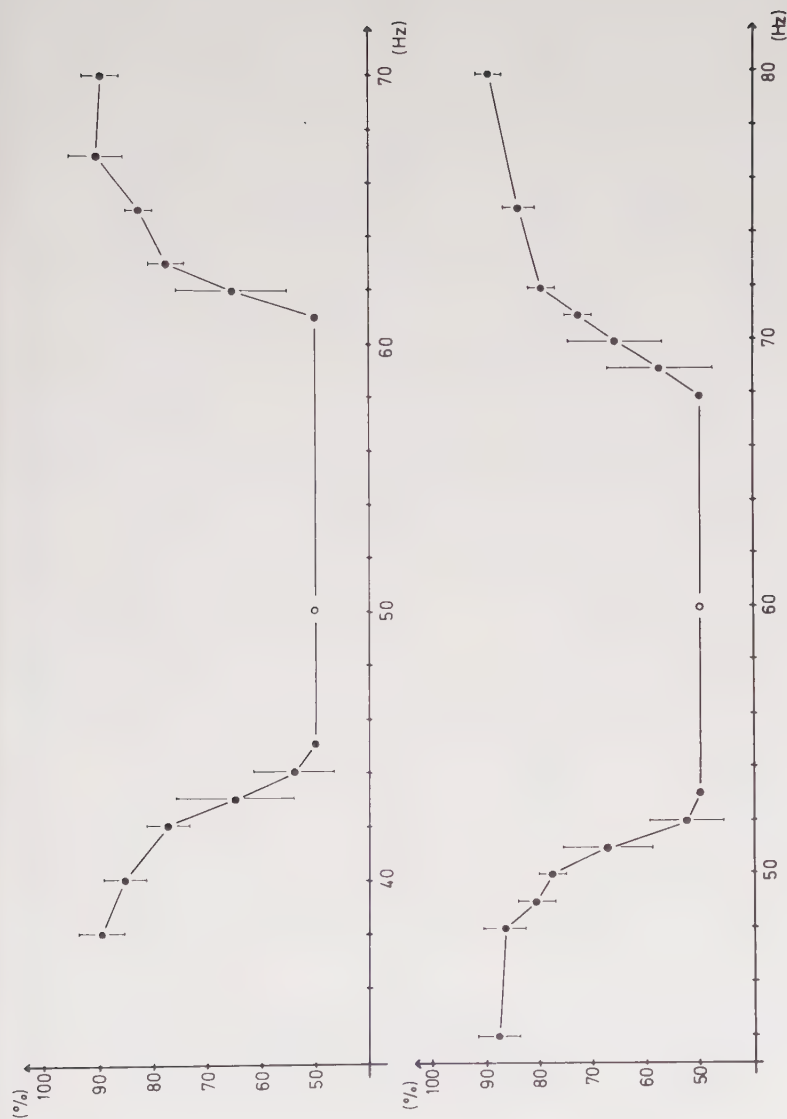


Abb. 9: Frequenzunterscheidungs-Kurven für die Frequenzen 50 Hz und 60 Hz



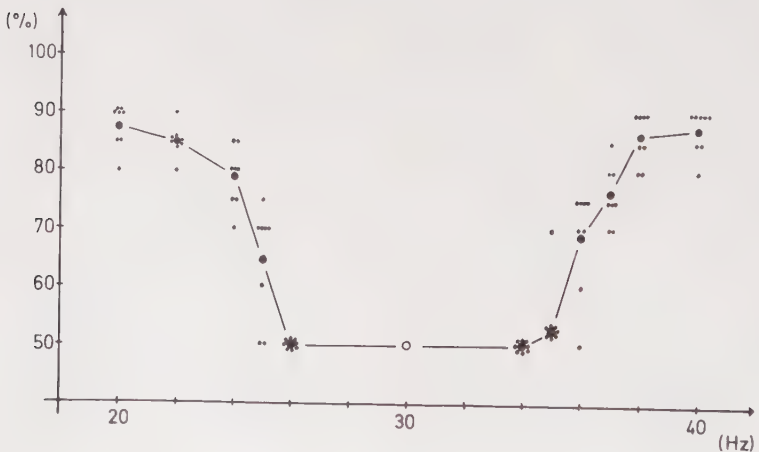
Abb. 10: Frequenzunterscheidungs-Kurven für die Frequenzen 70 Hz und 80 Hz



Abb. 11: Frequenzunterscheidungs-Kurven für die Frequenzen 90 Hz und 100 Hz

Vergleicht man die Unterscheidungskurven der einzelnen Fische miteinander (Tabellen und Kurven siehe Anhang), so zeigen sich keine großen Abweichungen. Zur Verdeutlichung dieser Tatsache sind in Abbildung 12 die Wahlhäufigkeiten der einzelnen Fische in die Unterscheidungskurve für die Frequenz 30 Hz eingezeichnet. Lediglich im Grenzbereich der Unterscheidungsfähigkeit, also nahe dem 50 %-Wert, streuen die Einzeldaten stärker. Bei der Beurteilung der Schwankungen ist zu beachten, daß bei 20 Wahlen pro Frequenzpaar ein Fehler eine Verminderung der Wahlhäufigkeit um 5 % bedeutet. So ist (bei gut unterscheidbaren Frequenzen) eine Schwankungsbreite von 10 % (das entspricht 2 Fehlern) bei 8 Tieren erstaunlich gering. Eine Zunahme dieser Abweichungen bei "schwierigen" Unterscheidungen (also zwischen 70 % und 50 %) ist schon aufgrund individueller Unterschiede zu erwarten.

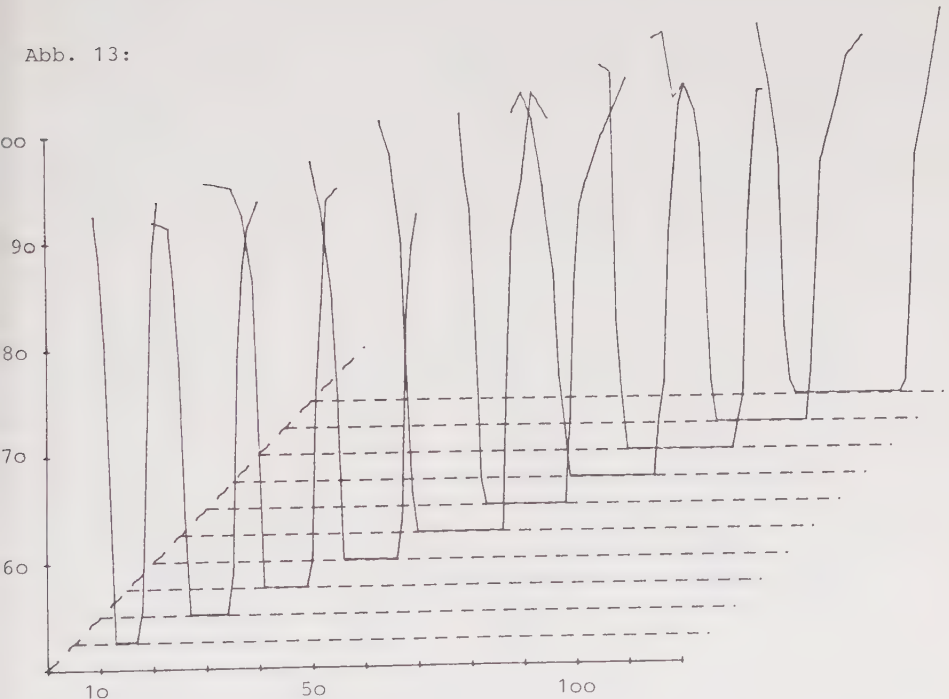
Abb. 12:



Frequenzunterscheidungs-Kurve für die Frequenz 30 Hz:
Die kleinen Punkte sind Einzeldaten der 8 Versuchstiere, die großen Punkte die dazugehörigen Mittelwerte. Auf der X-Achse sind die Frequenzen in Hz, auf der Y-Achse die prozentualen Wahlhäufigkeiten des richtigen Stößels aufgetragen.

Abbildung 13 zeigt sämtliche Frequenz-Unterscheidungs-Kurven in einem Diagramm. Auf der X-Achse sind wiederum Frequenzen in Hz aufgetragen, auf der Y-Achse Wahlhäufigkeiten in %, und entlang der Z-Achse sind die Kurven gegeneinander verschoben. Die Darstellung zeigt einen etwa gleichbleibenden Kurvenverlauf über den Bereich von mehr als 3 Oktaven. Die Flanken aller Kurven verlaufen etwa gleich steil, lediglich der 50 %-Wahlhäufigkeits-Bereich weist eine geringe Vergrößerung mit zunehmender Frequenz auf. Dies verdeutlicht, daß die Tiere in der Lage waren, im gesamten untersuchten Bereich Frequenzen zu unterscheiden. Bei hinreichend großen Frequenzintervallen schwammen sie den richtigen Stößel mit einer Wahlhäufigkeit bis zu 91 % an.

Abb. 13:



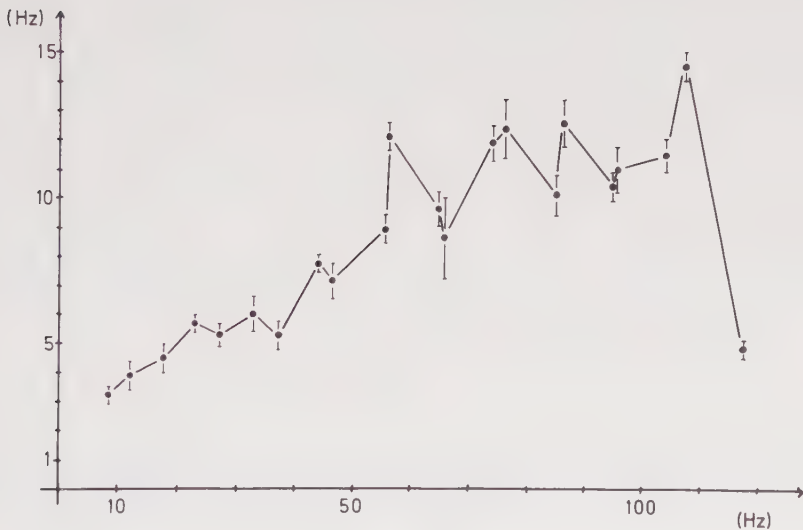
Die Abbildung zeigt sämtliche Frequenzunterscheidungs-Kurven. Y-Achse: Wahlhäufigkeiten, X-Achse: Frequenzen (Hz), Z-Achse: Mittelfrequenzen (Näheres siehe Text).

Aus diesen Unterscheidungskurven lassen sich Schwellenwerte für die Unterscheidungsfähigkeit ableiten. Als solche wertete ich die Frequenz, bei der die Fische den richtigen Stößel in 70 % der Entscheidungen wählten. Dieser Wert liegt in der Mitte meiner Extremwerte (50 % und 91 %) und fällt in den steilsten Anstieg bzw. Abfall der Kurven. Das bedeutet, daß geringe Änderungen der Frequenzen große Unterschiede im Verhalten bewirken. Der Schwellenwert sollte möglichst niedrig, jedoch außerhalb des Bereiches größter Streuung (50-65 %) liegen. Diese Forderungen sind bei 70 % erfüllt. Bei der Darstellung folgte ich einer Methode, die bei der Unterscheidung von Wellenlängen des Lichts angewendet wird (v. Helversen, 1972). Um für alle Frequenzen sowohl den unteren als auch den oberen Schwellenwert in einer Kurve darstellen zu können, wurden die Ergebnisse aller 8 Versuchstiere folgendermaßen aufgetragen: Der Schwellenwert zur höheren Frequenz ΔF_+ wurde über der Frequenz $F_+ = F + 1/2 \Delta F_+$ eingezeichnet, der Schwellenwert zur niedrigeren Frequenz ΔF_- über $F_- = F - 1/2 \Delta F_-$. Dabei war F die jeweils untersuchte Frequenz, ΔF die Frequenzdifferenz zwischen F und der Frequenz bei 70 % Wahlhäufigkeit (Schwellenwert), also ΔF_+ die Differenz zum oberen, ΔF_- die Differenz zum unteren Schwellenwert.

Abbildung 14 zeigt die absoluten Schwellenwerte als Mittelwerte aller Versuchstiere, aufgetragen nach der beschriebenen Methode. Auf der X-Achse sind die Frequenzen in Hz eingezeichnet, auf der Y-Achse die ΔF -Werte in Hz bei 70 % Wahlhäufigkeit. Diese wurden aus den Unterscheidungskurven der einzelnen Fische ermittelt und als Mittelwerte aufgetragen; die Balken geben die Standardabweichungen an. Wie nach Abbildung 13 zu erwarten, erkennt man einen leicht ansteigenden Bereich mit niedrigen ΔF -Werten (3-6 Hz) bis 40 Hz, einen Anstieg der Kurve zwischen 40 Hz und 55 Hz bis zu einem Bereich mit höheren ΔF -Werten (8,5-14,5 Hz) zwischen 55 Hz und 110 Hz. Oberhalb von 110 Hz nimmt die Empfindlichkeit wieder stark zu und erreicht bei 120 Hz einen ΔF -Wert von 4,8 Hz. Bei den Frequenzen 110 Hz und 120 Hz wurden aus technischen Gründen lediglich die Schwellen zur niedrigeren Frequenz bestimmt. Die Standardabweichun-

gen sind in dem Bereich mit höheren ΔF -Werten größer, auch schwanken hier die Werte insgesamt stärker. Als allgemeine Tendenz erkennt man die Zunahme der absoluten ΔF -Werte bis 110 Hz; nur der ΔF -Wert bei 120 Hz liegt wieder sehr niedrig. Um zwei Frequenzen voneinander unterscheiden zu können, benötigten die Fische bei höheren Frequenzen größere absolute Intervalle als bei niedrigeren. Betrachtet man den Anstieg der absoluten ΔF -Werte pro Oktave, so ergibt sich keine regelhafte Zunahme. In den ersten beiden Oktaven ist der Anstieg etwa gleich (1,5 Hz), beim Sprung in die 3. Oktave ist er wesentlich höher (5,8 Hz).

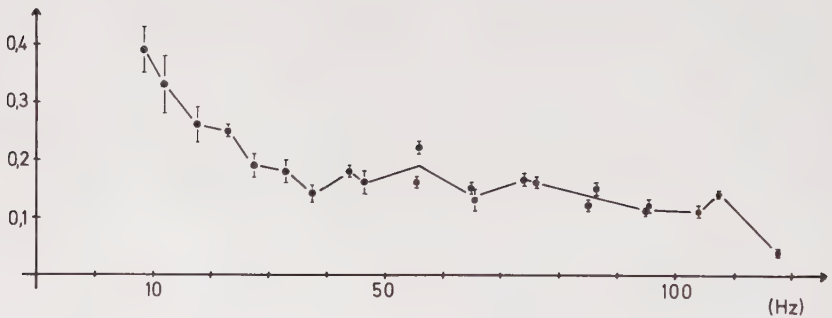
Abb. 14:



Darstellung der absoluten Schwellenwerte als Mittelwerte aller 8 Versuchstiere. X-Achse: Frequenzen in Hz; Y-Achse: 70 %- ΔF -Werte (Schwellenwerte) in Hz.

Abbildung 15 stellt die $\Delta F/F$ -Kurve dar. Auf der X-Achse sind wieder die Frequenzen in Hz aufgetragen, auf der Y-Achse der jeweilige $\Delta F/F$ -Wert. Diese Kurve gibt Auskunft über die relative Empfindlichkeit der Tiere. Sie ist von 8-25 Hz geringer (0,4-0,25), zwischen 30 Hz und 110 Hz relativ höher und gleichbleibend, d.h. sie schwankt zwischen 0,11 und 0,22. Bei 120 Hz liegt der Wert am niedrigsten. Insgesamt ist eine Tendenz zu höherer relativer Empfindlichkeit mit zunehmender Frequenz zu erkennen.

Abb. 15:



Darstellung der $\Delta F/F$ -Kurve. Die Punkte sind Mittelwerte aller 8 Versuchstiere, die Balken geben die Standardabweichungen an.

1b. ZUSATZVERSUCHE UND ERGEBNISSE

Ich hatte bei allen Versuchen zur Frequenzunterscheidungsfähigkeit mit konstanter Amplitude gearbeitet. Prinzipiell bestand jedoch die Möglichkeit, daß sich die Tiere nicht nach den Frequenzen, sondern nach anderen Parametern orientiert hatten. Es lassen sich drei Möglichkeiten anführen: Es ist denkbar, daß der Fisch die Bewegung der Stößel nicht aufgrund ihrer Frequenz unterschieden hatte, sondern aufgrund von Unterschieden in der wahrgenommenen Amplitude. Als zweite Möglichkeit könnte er sich nach Unterschieden in der Schnelle, also nach verschiedenen Geschwindigkeitswerten, orientiert haben. Als drittes sind reizspezifische Oberflächenwellen als Orientierungsparameter denkbar. Diese drei Orientierungsmöglichkeiten habe ich in Zusatzversuchen genauer untersucht.

1. Um die Orientierung nach einer scheinbaren Amplitudendifferenz, hervorgerufen durch unterschiedliche Empfindlichkeit bei verschiedenen Frequenzen, auszuschließen, variierte ich die Amplitude. Die Untersuchung wurde mit den Fischen I, II und III durchgeführt mit den Frequenzpaaren 10/20 Hz und 20/30 Hz. Die Amplitude der jeweils niedrigeren Frequenz wurde kleiner, gleich und größer als die der höheren Frequenz eingestellt.

Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 dargestellt. Ein Beispiel möchte ich genauer beschreiben: 10 Hz wurden gegen 20 Hz getestet; 20 Hz war also die "richtige" Frequenz. Ausgehend von der Überlegung, daß die größere Amplitude evtl. die "attraktivere" sein könnte, ist ein Fall besonders interessant: Die Amplitude des 10 Hz-Stößels war auf 1,47 mm eingestellt, die des 20 Hz-Stößels auf 0,65 mm, d.h. die Amplitude des "richtigen" Stößels war ca. halb so groß wie die des "falschen". Das Ergebnis zeigt, daß alle Versuchstiere den "richtigen" Stößel mit 85 % Wahlhäufigkeit wählten.

2. Berechnet man aus Amplitude und Frequenz die jeweiligen maximalen Geschwindigkeitswerte (Tabelle 2), so zeigt sich in dem beschriebenen Fall ein höherer Wert bei der "falschen" Frequenz. Trotzdem wurde die höhere und damit "richtige" Frequenz mit großer Wahlhäufigkeit (85 %) angeschwommen.

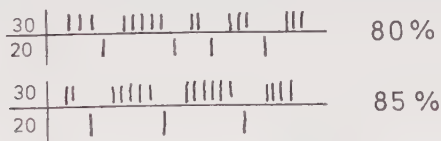
Tabelle 2:

Frequenz (Hz)	Amplitude (V) (mm)		max. Ge- schwindigkeit (mm/sec)	Wahlhäufigkeiten		
				Fisch II	Fisch III	
20	2,1	0,85	106,8			
30	1,9	0,825	155,5	85 %	90 %	
20	1,8	0,725	91,1			
30	2,2	0,975	91,9	90 %	90 %	
20	2,4	0,975	122,5			
30	1,5	0,65	122,5	80 %	80 %	
				Fisch I	Fisch II	Fisch III
10	2,75	1,475	92,7			
20	1,7	0,65	81,68	85 %	85 %	85 %
10	2,3	1,25	78,5			
20	2,1	0,85	106,8	90 %	85 %	90 %
10	1,85	1,0	62,8			
20	2,5	1,0	125,7	90 %	90 %	90 %

3. Um den dritten Einwand zu untersuchen, ließ ich eine Plexiglasplatte auf der Wasseroberfläche schwimmen. Sie hatte zwei kleine Löcher, durch die die beiden Kugeln gerade hindurchpaßten. Auf diese Weise schaltete ich die reizspezifischen Oberflächenwellen aus. Ich testete mit zwei Versuchstieren das Frequenzpaar 20/30 Hz. Die Wahlergebnisse sind in Abb. 16 dargestellt. Es zeigt sich, daß die Tiere die Stößel ohne erkennbare Schwierigkeiten lokalisieren konnten und den richtigen mit über 80 % Wahlhäufigkeit anschwammen. Daraus kann man schließen, daß die Oberflächenwellen unter meinen Versuchsbedingungen nicht zur Orientierung beigetragen haben.

Abb. 16:

20 Hz gegen 30 Hz ; Fische III und IV

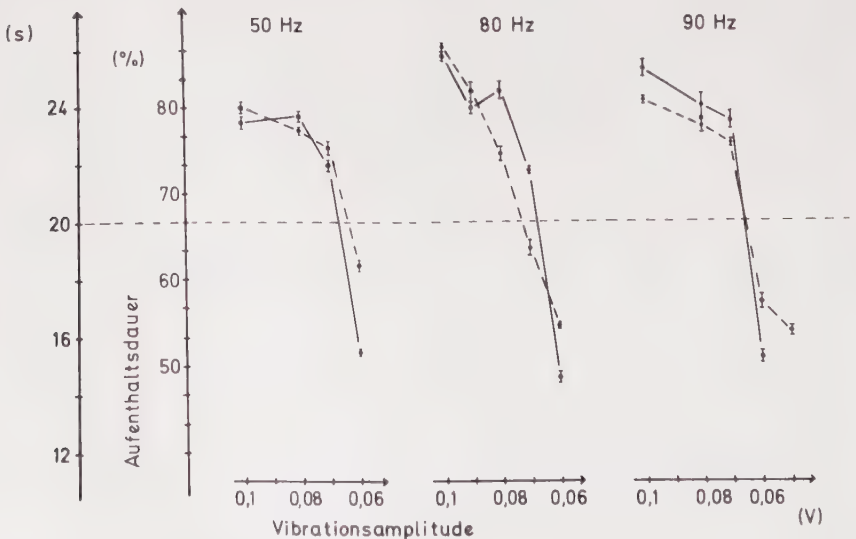


Wahlverhalten zweier Versuchsfische bei ausgeschalteten Oberflächenwellen.

2. ERGEBNISSE DER AMPLITUDEN-SCHWELLEN-MESSUNG

Abbildung 17 zeigt drei Einzeldarstellungen der Amplituden-Schwellen-Messung. Auf der X-Achse sind die Amplitudenwerte in Volt aufgetragen, auf den Y-Achsen zum einen die Aufenthaltszeiten der Fische in der richtigen Käfighälfte, zum anderen die entsprechenden Werte in Prozenten der Gesamt-Reizzeit. Die durchgezogene und die gestrichelte Linie symbolisieren zwei verschiedene Versuchstiere; die Punkte sind Mittelwerte mehrerer Messungen, die Balken geben die Standardabweichungen an. Man erkennt, daß die Kurven beider Fische sehr nahe beieinander liegen, also wenig Unterschied aufweisen. Zwischen 22 sec und 16 sec Aufenthaltszeit in der richtigen Hälfte werden die Werte innerhalb von 0,01-0,02 Volt deutlich geringer, d.h. die Kurven zeigen einen steilen Abfall. In diesem Bereich ist die Wahrnehmungsschwelle zu suchen. Als Schwellenkriterium wertete ich 20 sec Aufenthaltszeit in der richtigen Käfighälfte bei 30 sec Reizzeit; die gestrichelte Linie in der Mitte gibt diese Schwellenwerte an (20 sec Aufenthaltszeit bei 30 sec Reizzeit, das entspricht 67 % der Reizzeit).

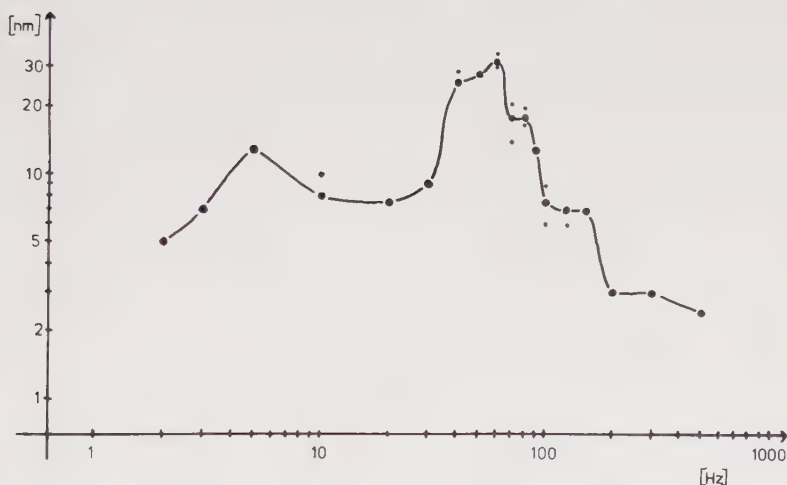
Abb. 17:



In Abbildung 18 sind die Amplituden-Schwellen-Werte (Y-Achse) für die jeweiligen Frequenzen (X-Achse) in doppelt logarithmischem Maßstab aufgetragen. Dargestellt sind die maximalen Amplitudenwerte, die als Reize auf den Fisch wirken konnten. Dies entspricht der Vibrationsamplitude an der nächst zur Reizquelle befindlichen Käfigwand.

Die Amplitude nimmt mit der 3. Potenz des Abstandes von der Reizquelle ab (siehe Kapitel D). Der Abstand betrug 30 mm, der Kugelradius 3 mm, damit war die Vibrationsamplitude an der Käfigwand nur noch 1/1000 des Ausgangswertes am Reizort (Stößel).

Abb. 18:



Darstellung der Amplituden-Schwellen-Werte als Mittelwerte der Ergebnisse zweier Versuchstiere. Die großen, ausgefüllten Punkte symbolisieren diese Mittelwerte, die kleinen sind abweichende Mittelwerte der einzelnen Tiere. Auf der X-Achse sind die Frequenzen in Hz aufgetragen, auf der Y-Achse die maximale Reizamplitude (siehe Text) in nm.

Man kann die Kurve in zwei Bereiche gliedern: zwischen 5 Hz und 30 Hz und oberhalb 90 Hz liegen die Schwellenwerte unterhalb 0,015 μm , zwischen 40 Hz und 90 Hz darüber bis zu einem Maximalwert von 0,032 μm bei 60 Hz. Die Abweichungen der Werte voneinander bis 150 Hz liegen bei ca. $1/2$ Zehnerpotenz. Oberhalb von 100 Hz ist eine Tendenz zu niedrigeren Schwellenwerten deutlich erkennbar.

Man konnte deutlich beobachten, daß der Fisch Vibrationen im Amplituden-Schwellen-Bereich oft erst dann bemerkte, wenn er an der Käfigwand entlangschwamm und den Bereich der kürzesten Entfernung zum Stößel erreichte. Dann hielt er an, drehte um und suchte dort nach Futter. Ganz anders war dies bei deutlich überschwelligen Reizen, bei denen er auch von der entgegengesetzten Käfigwand direkt in die richtige Hälfte schwamm.

D. HYDRODYNAMISCHE GRUNDLAGEN DER VERSUCHE

Im folgenden möchte ich diejenigen physikalischen Grundlagen der Hydrodynamik, die für meine Untersuchungen wichtig waren, kurz darstellen. Sie wurden für diese Zusammenhänge von SCHLICHTING (1932) und speziell von HARRIS & VAN BERGEIJK (1962) und VAN BERGEIJK (1964) untersucht und entscheidend erweitert durch HASSAN (in Vorbereitung).

Eine unter Wasser vibrierende Kugel erzeugt zum einen Druckänderungen, zum anderen sog. Nahfeldeffekte. Die Druckänderungen, bestehend aus elastischen Dichteänderungen, werden als Schallwellen beschrieben. Sie breiten sich mit einer Geschwindigkeit von ca. 1500 m/sec im Wasser aus. Nahfeldeffekte setzen sich aus verschiedenen Strömungen zusammen; der wichtigste Anteil für meine Untersuchung war die sog. Displacement-Komponente, die Verschiebung von Wasserteilchen.

Beide Ereignisse werden folgendermaßen unterschieden: die Druckamplitude nimmt mit dem Quadrat der Entfernung von der Reizquelle ab, die Displacementamplitude mit der 3. Potenz. Bei einer bestimmten Entfernung von der Reizquelle, bei $\lambda/2\pi$, haben die Amplituden der Druckwellen und des Displacements den gleichen Wert. Nach HARRIS & VAN BERGEIJK (1962) wird der Bereich bis zu diesem Punkt als Nahfeld, der darüber hinausgehende als Fernfeld bezeichnet (bei einer Frequenz von 100 Hz wäre dies in einer Entfernung von 2,5 m von der Reizquelle).

Die Hauptkomponenten des Fernfeldes sind Schallwellen. Die von mir verwendeten Kugeln sind höchst ineffektiv für die Erzeugung von Schallwellen, weil ihr Durchmesser sehr klein ist in Bezug zur Wellenlänge der Frequenzen. Sie gelten als Vibratoren 2. Ordnung und erzeugen durch Translationsströmung hauptsächlich ein Nahfeld. Der wichtigste Parameter für meine Untersuchung war die Translationsströmung. Im Nahfeld ist ihre Displacement-Amplitude weit größer als die der Schallwellen. Da ich ausschließlich im Nahfeld arbeitete, galten folgende Gesetzmäßigkeiten: Die Displacement- (=Vibrations-) amplitude ist proportional $1/r^3$, sie nimmt also mit der 3. Potenz des Abstandes von der Reizquelle ab. Sie ist

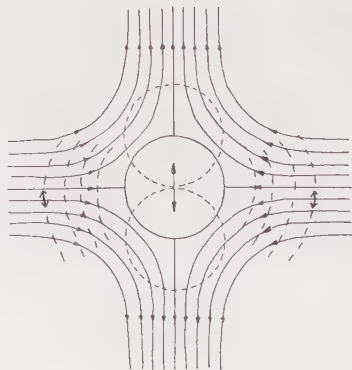
unabhängig von der Vibrationsfrequenz.

Bei den Versuchen zur Frequenzunterscheidung wurden die Reize durch zwei simultan vibrierende Kugeln erzeugt. Das entstandene Strömungsbild war höchst kompliziert: es setzte sich aus Überlagerungen von Reizwellen (vom Stößel ausgelöst) und ihren Wand- und Bodenreflektionen sowie aus Sekundärströmung (wird noch genauer besprochen) und deren Reflektionen zusammen.

Bei der Messung der Amplituden-Schwelle war nur der oszillierende Teil der Strömung, die Translationsströmung, entscheidend (siehe Abb.19) . Störströmungen sollten ausgeschaltet werden. Wandreflektionen wurden praktisch dadurch verhindert, daß die Versuche in einem großen Becken (40 cm x 40 cm x 20 cm) durchgeführt wurden. So waren bei den kleinen Amplitudenwerten die Wellen an der Wand bereits sehr gering. Der Stößel wurde weich angeschaltet, d.h. er erreichte die eingestellte Amplitude erst nach 30 ms. Auf diese Weise vermied ich einen Anfangsklick und damit verbundene Störfrequenzen und -amplituden.

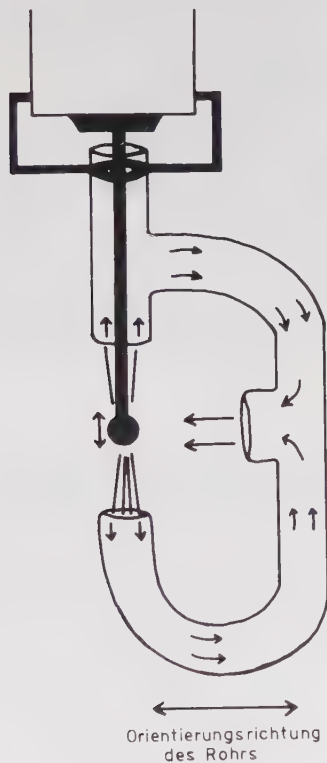
Wichtig war jedoch die Ausschaltung einer markanten Störkomponente: Um eine vibrierende Kugel entsteht eine stationäre Sekundärströmung. Sie besteht aus Wasserbewegungen, die sich der Kugel in der Mitte senkrecht zur Schwingungsrichtung nähern und sich von ihr in zwei schmalen Strahlen in der Schwingungsrichtung entfernen (siehe Abb. 19).

Abb. 19: Stationäre Sekundärströmung, nach SCHLICH-
TING (1932); gestrichelte
Linien: eingezeichnete
Translationsströmung



Um diese Störströmung auszuschalten, konstruierte Herr Dr. HASSAN ein C-förmiges Rohr, das in Kombination mit der vibrierenden Kugel verwendet wurde (Abb. 20 und 21: Photos). Dieses Rohr leitete die Sekundärströmung dergestalt um, daß sie nur noch im Rohr zirkulierte. Damit war die Störströmung und ihre Ausbreitung im gesamten Becken unterbunden.

Abb. 20:



Schematische Darstellung der umgeleiteten Sekundärströmung (Pfeile).

Abb. 21: Fotos von der Sekundärströmung, ohne und mit der C-Konstruktion, dargestellt mit Aluminium-Flitter in Wasser (B. Frühbeis phot.).



Um zu verhindern, daß der Fisch eventuelle Strömungsreste aus dem offenen Teil des "C" erhielt, wurde das Rohr rechtwinklig zum Drahtkäfig angebracht (Abb. 22).

Abb. 22:



Schematische Darstellung der Orientierungsrichtung des Rohrs (Pfeil) in Bezug auf den Drahtkäfig.

Durch all diese Maßnahmen hatte ich also erreicht, daß tatsächlich die Translationsströmung der entscheidende Parameter meiner Amplituden-Schwellen-Messung war.

E. DISKUSSION DER DRESSURMETHODE

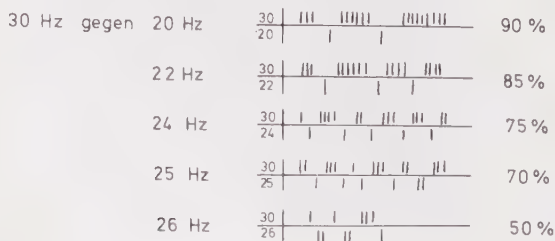
1. Interpretation des Lernvorgangs

Schon 1981 konnte ich nachweisen, daß die Fische in der Lage sind, Wasserwellen verschiedener Frequenzen wahrzunehmen, zu unterscheiden und die Reizquelle zu lokalisieren. Damals hatte ich die Unterscheidungsschwellen für die Frequenz 10 Hz bestimmt. Ich konnte nicht ausschließen, daß die Tiere jedes Frequenzpaar neu zu unterscheiden lernten.

Um ein größeres Frequenzspektrum durchzutesten, entwickelte ich eine allgemeinere Dressurmethode (s.v.). Den Erfolg dieser Methode stützen die Ergebnisse, besonders die hohen Wahlhäufigkeiten (bis 91 %) bei gut unterscheidbaren Reizen im gesamten Frequenzbereich. Auch sind die Reaktionen aller Versuchstiere gut miteinander vergleichbar, was deutlich wird durch die geringen Standardabweichungen bei den Mittelwertkurven (s.v.).

Dennoch könnte man einwenden, daß die Tiere jedes Frequenzpaar hätten neu lernen können. Da ich jedoch nach der Lernphase nur noch testete, würde dieser Einwand bedeuten, daß jeweils zu Anfang des Tests mit einem neuen Frequenzpaar die Fehlerhäufigkeit deutlich höher liegen müßte als nach einigen Entscheidungen. Dies war jedoch nie der Fall, d.h. die Fehler waren über den gesamten Versuchsverlauf etwa gleichmäßig verteilt. Ein Beispiel dazu zeigt Abbildung 23. Daraus schließe ich, daß bei den Tieren ein Generalisierungsprozeß, wahrscheinlich in der Lernphase, stattgefunden hatte.

Abb. 23: Fisch I : Unterschiedsschwelle für 30 Hz
Verteilung der Fehler



Anders war dies bei der zweiten Untersuchung, der Amplituden-Schwellen-Messung. Hier gehe ich davon aus, daß der Fisch bei jeder Frequenz neu lernte. Dafür spricht, daß nachgemessene Ergebnisse manchmal besser ausfielen als ursprüngliche. Ich nehme an, daß der Prozeß im Fisch vergleichbar ist mit unserer Situation bei Hörtests: wenn man weiß, "was und wohin" man hören soll, hört man mehr. Anders ausgedrückt: wenn eine gewisse Erwartungshaltung ausgelöst wird, scheint die Reaktionsschwelle niedriger zu sein als im Überraschungsfall. Dabei spielt erhöhte Aufmerksamkeit eine große Rolle.

2. Problem des Abstandes

Bei der Untersuchung zum Frequenzunterscheidungsvermögen schwammen die Tiere frei in ihren Versuchsbecken umher. Ich achtete darauf, daß die beiden Stössel jeweils dann eingeschaltet wurden, wenn der Fisch sich ungefähr in gleichem Abstand zu beiden befand.

Bei der Amplituden-Schwellen-Messung schwamm der Fisch für die Dauer des Versuches in einem runden Drahtkäfig mit 10 cm Durchmesser, der in der Mitte eines großen Aquariums stand. Dies hatte den Vorteil, daß der Fisch frei umherschwimmen konnte, wenn auch in einem kleinen Raum, und daß ich die Käfigwand in einen meßbaren Abstand zum Reizort bringen konnte. Der Fisch zeigte keine auffallende Erregung trotz des eingeschränkten Bewegungsraums (s.v.). Dieses normale Umherschwimmen war Voraussetzung für die Messung; jede durch äußere Faktoren ausgelöste Erregung hätte sicherlich die Wahrnehmung der so geringen Vibrationsreize beeinflußt. Gleichzeitig war auf diese Weise das Hauptproblem der Amplituden-Schwellen-Messung, die Festlegung eines Abstandes zwischen Reiz- und Wahrnehmungsort, wenigstens annähernd gelöst. Der Abstand der Käfigwand zum Reizort entsprach dem Minimalabstand, den der Fisch zur Reizquelle haben konnte (s.v.). Alle Amplitudenwerte sind auf diesen Minimalabstand bezogen. Da der Fisch auch in diesem Käfig aus verschiedenen Abständen zur richtigen Wand auf die Reize reagierte,

sind die Schwellenwerte nicht als absolute Sinnesschwellen zu verstehen. Sie müssen unter den vorgegebenen Bedingungen betrachtet werden und sind nur im Vergleich interessant, also bei Untersuchung eines größeren Frequenzbereiches in der gleichen Weise.

3. Betrachtung anderer Orientierungsparameter

Bei beiden Untersuchungen konnte ich bestimmte Parameter als Entscheidungskriterien ausschließen:

- a) Visuelle Orientierung ist beim blinden Höhlenfisch nicht möglich (s.v.).
- b) Konditionierung auf den Ort wurde bei der ersten Untersuchung durch unregelmäßiges Umschalten der Frequenzen der Stößel verhindert. Bei der zweiten Untersuchung war das Ergebnis durch Ortsdressur nicht beeinflusst.
- c) Geruchs- und Geschmacksorientierung wurden ausgeschlossen. Ich belohnte stets erst nach erfolgter und registrierter Reaktion. Da die Fische jeweils nur geringe Futtermengen aus dem Schlauch fraßen, gab es keine herumliegenden Reste, die der Orientierung hätten dienen können.
- d) Orientierung nach irgendwelchen akustischen Reizen wurde vermieden, da Ein-, Ab- und Umschalten der Geräte nicht regelmäßig erfolgte und in keinem Bezug zur Reizgabe stand. Bei der zweiten Untersuchung wurde der Stößel weich angeschaltet (innerhalb 30 msec), um einen evtl. auftretenden Anfangsklick als Störreiz zu vermeiden. Summgeräusche der Vibratoren dienten nicht zur Orientierung; die Tiere reagierten nicht darauf, wie mehrere Beobachtungen zeigten.

F. DISKUSSION

I. BETRACHTUNG DER ERGEBNISSE DER VERHALTENSVERSUCHE

Betrachtet man Abbildung 13 mit allen Frequenzunterscheidungskurven, so erkennt man eine leichte Zunahme des Bereiches mit 50 % Wahlhäufigkeit mit zunehmender Frequenz. Das bedeutet, je höher die untersuchte Frequenz war, umso größer mußte die absolute Frequenzdifferenz sein, damit die Fische zwei Frequenzen als verschieden wahrnehmen konnten. Dieser Effekt war allerdings relativ gering. Gleichzeitig kann man erkennen, daß die auf- bzw. absteigenden Flanken der Kurven alle ungefähr gleich steil verlaufen, die U-förmige Kurvenform also im gesamten Frequenzbereich etwa gleich bleibt. Aus dem Verlauf dieser Flanken kann man Rückschlüsse auf das Unterscheidungsvermögen der Tiere ziehen. Die etwa gleichbleibende Steilheit verdeutlicht eine auch etwa gleichbleibende Fähigkeit der Tiere, Frequenzen zu unterscheiden. Ist der 50 %-Bereich, in dem die Fische die gebotenen zwei Frequenzen nicht unterscheiden konnten, überschritten, steigt die Wahlhäufigkeit innerhalb einer Spanne von 3-6 Hz auf mindestens 80 % an. Diese Spanne bleibt im gesamten untersuchten Frequenzbereich gleich; auch erreichten die Tiere bei allen Frequenzen Werte über 82 %. Sie konnten also im gesamten Bereich Frequenzen gut unterscheiden und erreichten hohe Wahlhäufigkeiten. Die gleichbleibenden Kurvenverläufe deuten auf einen gleichartigen Diskriminierungsmechanismus der Fische in diesem Bereich hin. Über diesen Mechanismus selbst ist nichts bekannt. Eventuell können meine Versuchsergebnisse eine Entscheidung zwischen verschiedenen theoretischen Verarbeitungsmodellen, die hier nicht entwickelt werden, ermöglichen.

Um die Unterscheidungsleistung genauer beurteilen zu können, muß man die Schwellenwert-Kurven betrachten. Als Schwellenwert, bei dem die Tiere die gebotenen zwei Frequenzen tatsächlich unterscheiden konnten, galt die 70 %-Wahlhäufigkeit des richtigen Stößels. In der Abbildung 14 sind diese absoluten 70 %- ΔF -Werte als Mittelwerte aller Tiere über der jeweiligen Fre-

quenz aufgetragen. Als allgemeine Tendenz erkennt man eine Zunahme der absoluten ΔF -Werte mit zunehmender Frequenz bis 110 Hz, bei ca. 120 Hz ist der ΔF -Wert wieder sehr niedrig. Ich möchte die Kurve in zwei Bereiche gliedern: einen Bereich mit niedrigen ΔF -Werten (3-8 Hz) zwischen 8 Hz und 50 Hz und bei 120 Hz und einen Bereich von 50-110 Hz mit höheren ΔF -Werten (9-15 Hz). In diesem zweiten Bereich schwanken die Werte etwas stärker, außerdem sind die Standardabweichungen der einzelnen Werte etwas größer. Der Grund dafür könnte physikalischer Natur sein und vielleicht darin liegen, daß bei höheren Frequenzen die Wellenmuster durch Überlagerung der beiden Reizquellen und ihrer Reflektionen komplizierter für den Fisch wurden. Ich neige allerdings eher dazu, die leicht zunehmenden Abweichungen als "normale" interindividuelle Schwankungen zu interpretieren. Die Zunahme der für eine Unterscheidung notwendigen absoluten Frequenzdifferenzen sagt jedoch nichts aus über die relative Unterscheidungsfähigkeit der Tiere im gesamten Bereich. Um diese beurteilen zu können, muß man die jeweils benötigten absoluten Frequenzdifferenzen in Beziehung setzen zur entsprechenden Frequenz, für die ebendiese Differenz ermittelt wurde. Ein im gesamten Bereich konstanter $\Delta F/F$ -Wert symbolisiert eine gleichbleibende Unterscheidungsfähigkeit. Allgemein gilt: je kleiner der $\Delta F/F$ -Wert, umso größer die Unterscheidungsfähigkeit der Tiere.

Die $\Delta F/F$ -Werte sind in Abbildung 15 aufgetragen, jeweils über der entsprechenden Frequenz. Auch diese Kurve möchte ich in zwei Teile gliedern: einen Teil von 8-25 Hz, in dem die Werte höher liegen und die Kurve steiler abfällt, und einen Teil zwischen 25 Hz und 120 Hz, in dem die Werte niedriger sind und mit leicht absteigender Tendenz etwa gleich bleiben. Das bedeutet, daß die relative Unterscheidungsfähigkeit der Fische zwischen 8 Hz und 25 Hz stärker zunimmt, im Bereich von 25 Hz bis 120 Hz nur noch geringfügig besser wird bzw. gleich bleibt. Die leichte Tendenz zu besseren Werten bei höheren Frequenzen ist insofern wichtig, weil sie anzeigt, daß die Unterscheidungsfähigkeit eher zunimmt, keinesfalls aber schlechter wird.

Man erkennt deutlich den Unterschied zwischen

absoluten ΔF - und relativen $\Delta F/F$ -Werten. Während bei der ersten Betrachtung die ΔF -Werte mit zunehmender Frequenz ansteigen, man also zunächst glauben könnte, die Unterscheidung würde schlechter, beweist die zweite Darstellung das Gegenteil: relativ zur Frequenz betrachtet nimmt die Unterscheidungsfähigkeit der Fische mit zunehmender Frequenz zu.

Zusammenfassend kann man sagen:

- 1) Die Tiere waren im gesamten untersuchten Bereich fähig, Frequenzen zu unterscheiden.
- 2) Ihre Leistungen blieben insofern konstant, als sie im gesamten Bereich bei gut unterscheidbaren Frequenzdifferenzen Wahlhäufigkeiten über 80 % erreichten.
- 3) Die relative Unterscheidungsfähigkeit der Tiere wurde mit zunehmender Frequenz besser.

Bei der zweiten Untersuchung, der Messung der Amplitudenschwellen-Kurve, sollte festgestellt werden, in welchem Frequenzbereich die Fische mehr oder weniger empfindlich waren, und ob dies eventuell einen Einfluß auf die Frequenzunterscheidungsfähigkeit gehabt haben könnte.

Abbildung 18 zeigt die Amplituden-Schwellen-Kurve in doppelt logarithmischem Maßstab. Der Kurvenverlauf ist bis 35 Hz relativ gleichbleibend (zwischen $0,005 \mu\text{m}$ und $0,015 \mu\text{m}$), der Bereich von 40-80 Hz liegt etwas höher ($0,015$ - $0,032 \mu\text{m}$), dann zeigt sich stark fallende Tendenz bis 500 Hz ($0,013$ - $0,0025 \mu\text{m}$). Ich interpretiere die Kurve als relativ gleichbleibend zwischen 2 Hz und 150 Hz; die Schwankungsbreite liegt bei ca. $1/2$ Zehnerpotenz und könnte in der geringen Anzahl von Versuchstieren (2) begründet liegen. Oberhalb von 150 Hz erkennt man eine deutliche Zunahme der Empfindlichkeit.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Die Amplituden-Schwellen-Werte lagen im Frequenzbereich zwischen 2 Hz und 150 Hz bei $0,005$ - $0,032 \mu\text{m}$. Diese Werte verdeutlichen eine hohe Empfindlichkeit der Tiere. Die relativ geringen Schwankungen in diesem Bereich stützen die Annahme, daß mit dieser Messung die Fähigkeit nur eines Sinnesorgans untersucht wurde.

Es wurde damit auch gezeigt, daß die Amplitudenwerte von 1 mm bei der Untersuchung der Frequenzunterscheidungsfähigkeit für die Fische weit überschwellig waren. Dies ist ein Hinweis dafür, daß jene Untersuchung unbeeinflusst von Wahrnehmungsschwellen war. Ich sehe in der Amplituden-Schwellen-Kurve keine Andeutungen zur Interpretation von Änderungen im Frequenzunterscheidungsvermögen der Tiere.

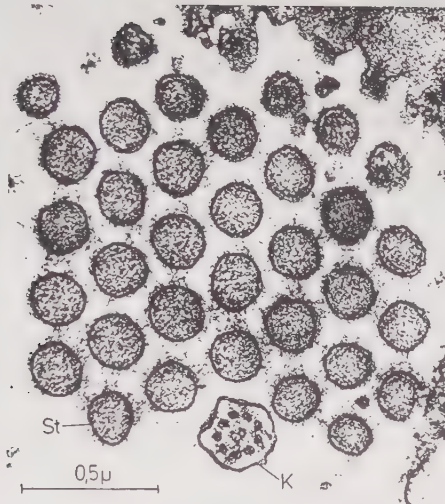
II. FEINSTRUKTUREN DES SEITENLINIENORGANS UND INTERPRETATION IM HINBLICK AUF MEINE ERGEBNISSE

Um die Möglichkeit der Verarbeitung von Seitenlinien-Information im Hinblick auf meine Untersuchungen zu diskutieren, möchte ich im folgenden auf die Feinstrukturen des Seitenlinienorgans eingehen. Ich beziehe mich dabei im wesentlichen auf Angaben von FLOCK (1965, 1971), FLOCK und WERSÄLL (1962) und KUIPER (1956).

Die Rezeptoren des Seitenlinienorgans werden Neuromasten genannt. Ein Neuromast besteht aus bis zu 100 Sinnes- sowie Stütz- und Mantelzellen und einer gallertartigen Cupula, die alle diese Zellen überdeckt. Die Sinneszellen sind Haarzellen, deren Fortsätze (Cilien bzw. Villi) in die Cupula hineinragen. Jede Zelle besitzt mehrere Reihen von Stereovilli und ein exponiertes Kinocilium (Abb. 24 und 25). Die Sinneszellen sind durch die exponierte Stellung des Kinociliums sowie durch die Längenzunahme der Stereovilli in Richtung auf das Kinocilium hin polarisiert. Im Rumpfkanal ist das Kinocilium entweder zum Kopf oder zum Schwanz gerichtet; bei den freien Neuromasten sind alle Orientierungsrichtungen vorhanden.

Die Sinneszellen sind sekundäre Sinneszellen und von afferenten und efferenten Nervenfasern innerviert. Auslenkung der Stereovilli in Richtung auf das Kinocilium bewirkt Depolarisation der Sinneszelle und einen Anstieg der Entladungsrate der afferenten Nervenfasern; Auslenkung in Gegenrichtung bewirkt Hyperpolarisation und Abfall der Entladungsrate (Abb. 26). Entscheidend ist der Grad der Auslenkung, nicht die Auslenkungsgeschwindigkeit (FLOCK, 1965).

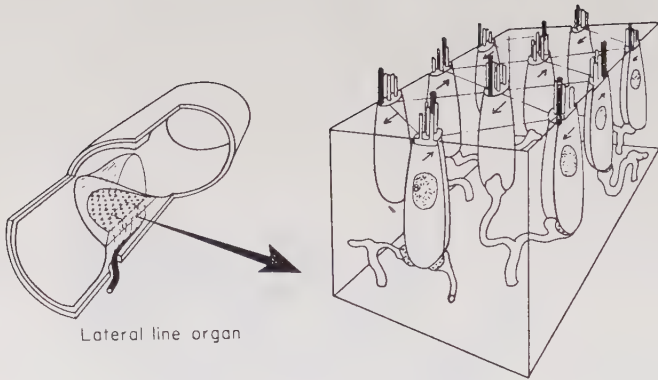
Abb. 24:



Querschnitt durch ein sensorisches Haarbündel
nach FLOCK, 1965 : St: Stereocilien, K: Kino-
cilium; Vergrößerung 53000 mal.

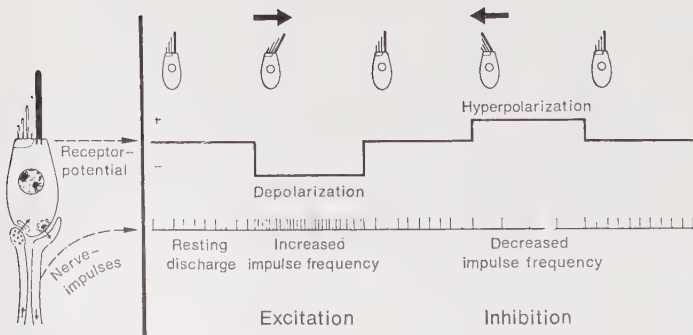
Aus: SCHWARTZ, 1974

Abb. 25:



Seitenlinien-Kanal-Organ; Orientierungsrichtung der Sinneszellen verdeutlicht durch die Stellung des Kinociliums (dunkel ausgefüllt). Aus: FLOCK & WERSÄLL, 1962

Abb. 26:



Erregung und Hemmung einer Haarsinneszelle (schematisch). Aus: FUORTES (Handbook of Sensory Physiology Vol.I, 1971)

Der physikalische Reiz ist nicht die Druckerhöhung, sondern die Verschiebung von Wasserteilchen (Displacement) (van BERGEIJK, 1967). Die Haarsinneszellen sind ausschließlich displacement-empfindlich (SCHWARTZ, 1971), das bedeutet, daß sie hauptsächlich im Nahfeld der Reizquelle erregt werden (siehe Kapitel D). Dies wurde durch elektrophysiologische Experimente (FLOCK, 1965; VAN BERGEIJK, 1967; HARRIS, FRISHKOPF, FLOCK, 1970; SAND, 1981) nachgewiesen.

Während die Afferenzen der Kanalneuromasten weitgehend einzeln ins Gehirn projizieren, werden bei den freien Neuromasten die Erregungen mehrerer, meist von einer Schuppe, in einer Afferenz zusammengefaßt; es besteht dadurch die Möglichkeit zur Summation unterschwelliger Reize (FLOCK, 1965).

Die Nervenfasern des Seitenlinienorgans schließen sich den Bahnen der typischen Branchialnerven an, dem Nervus trigeminus, N. facialis und dem N. vagus (STARCK, 1983). Die exakten Verschaltungen und Projektionen sind bei *Anoptichthys jordani* bisher nicht veröffentlicht; ich beziehe mich in meinen folgenden Aussagen auf Untersuchungen von MÜNZ und CLAAS (1983) an *Sarotherodon niloticus*. Dieser Cichlide hat eine für Knochenfische typische Anordnung der Seitenlinienorgane; die Verhältnisse lassen sich ungefähr auf unseren Fisch übertragen. Die Perikaryen der Seitenlinienfasern liegen in einem extracerebralen Ganglion. Die afferenten Fasern treten nahe des VIII. Hirnnerven (N. statoacusticus) in die Medulla ein und verzweigen sich dort in einen auf- und einen absteigenden Ast. Kollaterale davon projizieren in die Area acustico-lateralis, der aufsteigende Ast verläßt die Medulla und projiziert in den Lobus vestibulo-lateralis des Cerebellums. Dort bildet er viele Synapsen in der granulären Schicht der Eminentia granularis. Andere Faserbündel führen in das Corpus cerebelli. Fasern der vorderen Seitenlinie projizieren in die gleichen Bezirke wie die der Rumpfseitenlinie, liegen aber immer leicht ventral zu diesen.

Zusammenfassend kann man sagen, daß der hohe Ordnungsgrad der Peripherie im Gegensatz steht zu der weitläufigen Verzweigung der Afferenzen in Medulla und Cerebellum. Untersuchungen der

sekundären Neurone und weiterer Verschaltungen im ZNS stehen aus. Es fehlen also noch viele Voraussetzungen, um die Verarbeitung der Seitenlinieninformation verstehen zu können.

Dennoch will ich im folgenden versuchen, diese anatomischen und physiologischen Angaben in Beziehung zu meinen Versuchsergebnissen zu setzen.

Die Fische waren in der Lage, verschiedene Frequenzen zu unterscheiden (Abb. 13). Die Vibrationsamplitude war jeweils gleich eingestellt, und sie ist im Nahfeld frequenzunabhängig (siehe Kapitel D). Gleichzeitig nimmt sie mit der 3. Potenz des Abstandes ab, ist damit für einen umherschwimmenden Fisch eine sehr variable Größe. Das bedeutet, daß bei der Wahl des richtigen Stößels wohl nicht die Amplitude der entscheidende Parameter war. Das wird auch belegt durch einige Versuche, bei denen ich die Amplitude variierte (siehe Zusatzversuche). Die Fische wählten den richtigen Stößel, unabhängig davon, ob dessen Amplitude kleiner, größer oder gleich war wie die des falschen.

Auch die Geschwindigkeit der Wasserteilchen war nicht der entscheidende Parameter. Bei gleich eingestellter Amplitude ist die Geschwindigkeit der Teilchen bei der höheren Frequenz größer. Durch Variation der Amplitude erreichte ich gleiche Geschwindigkeitswerte, in einem Fall war die höhere Geschwindigkeit beim falschen Stößel. Trotzdem wählten die Fische den richtigen Stößel mit hoher Wahlhäufigkeit (Tabelle 2).

Aus diesen Beobachtungen wird deutlich, daß die Fische weder Amplituden noch Geschwindigkeiten, sondern tatsächlich Frequenzen als Entscheidungskriterium werteten. Um diese Fähigkeit der Tiere zu erklären, muß man fordern, daß bereits die Sinneszellen unterschiedlich auf verschiedene Frequenzen reagieren. Es ist denkbar, daß Gruppen von Sinneszellen für verschiedene Frequenzen selektiv empfindlich sind. Neuromasten bestimmter Körperbereiche könnten empfindlicher für bestimmte Frequenzen sein als andere, d.h. es könnte eine Art peripheres Ortsprinzip vorliegen. Für diese Hypothese gibt es keine Hinweise aus der Elektrophysiologie außer der Tatsache, daß

Kanalneuromasten allgemein empfindlicher sind als freie Neuromasten und einen etwas anderen optimalen Frequenzbereich haben (bei *Anoptichthys jordani*: Kanalneuromasten um 50 Hz, freie Neuromasten um 30 Hz; MÜNZ und CLAAS, schr. Mitt., 1983).

Wahrscheinlich ist ein anderes Prinzip verwirklicht: Nach Untersuchungen von SAND (1937), KUIPER (1956), FLOCK (1965) und DENTON und GRAY (1983) ist die Cupula ein idealer Vibrationsrezeptor für niedrige Frequenzen. Sie kann modellhaft als schwingungsfähiges Gebilde, das kritisch gedämpft ist, beschrieben werden. Ihre Resonanzfrequenz liegt bei ca. 100 Hz. Das Rezeptorpotential folgt der Reizfrequenz, d.h. die Cupula schwingt bei verschiedenen Reizfrequenzen unterschiedlich und erzeugt auf diese Weise unterschiedliche Entladungsraten in der dazugehörigen Afferenz. Auf meine Untersuchungen übertragen bedeutet dies: Die verschiedenen Entladungsmuster würden im ZNS ausgewertet und zu einer bestimmten Verhaltensreaktion als Antwort führen. Zwischengeschaltet müßte man sich eine "Instanz" denken, die gelernt hat (Dressur auf die höhere Frequenz), steuernd eingreift und damit "richtige" Entscheidungen ermöglicht.

Die Amplitudenschwelle läßt sich aufgrund der Rezeptortätigkeit folgendermaßen interpretieren: Bei jeder Frequenz muß ein bestimmter Intensitätswert erreicht werden, der die Cupula überschwellig auslenkt und damit eine Potentialänderung auslöst. Diese führt zu fortgeleiteter Erregung in der Afferenz und löst schließlich eine Reaktion des Fisches aus. Das Rezeptorpotential muß also einen bestimmten Wert erreichen, um die zugehörige Afferenz zu aktivieren. Dies kann durch eine einzelne Sinneszelle oder durch mehrere ausgelöst werden, da die Möglichkeit zur Summation unterschwelliger Reize besteht.

Die von mir gemessene Amplitudenschwelle ist aus Verhaltensreaktionen ermittelt, das Schwellenkriterium wurde von mir festgesetzt. Bei meinen Untersuchungen lagen die Schwellenwerte zwischen 0,005 μ m und 0,03 μ m bei Frequenzen von 2-150 Hz. Elektrophysiologische Untersuchungen an *Anoptichthys jordani* von MÜNZ und CLAAS (schr. Mitt.; 1983) zeigen Absolutempfindlichkeiten einzelner Neuromasten von 0,05-0,7 μ m.

Die Werte liegen also um mehr als eine Zehnerpotenz höher als die meiner Verhaltensversuche. Dies ist nicht überraschend, denn meist liegen Verhaltensschwellen niedriger als elektrophysiologisch ermittelte, siehe auch BLECKMANN und TOPP (1981). Dies wird bedingt durch die Möglichkeit für das ZNS, die gesamte Information des Tieres auszuwerten und nicht nur die eines speziellen Bereiches oder gar nur einer Zelle. Bei dem Vergleich meiner Werte mit denen von MÜNZ & CLAAS muß man zusätzlich berücksichtigen, daß unter verschiedenen Versuchsbedingungen gearbeitet wurde. Als wichtigsten Unterschied möchte ich auf unsere C-Konstruktion hinweisen, mit der wir jene massiven Sekundärströmungen verhindern konnten. Sie wurden bisher in keiner Untersuchung berücksichtigt und dürften auch auf elektrophysiologische Messungen großen Einfluß gehabt haben.

Diese Betrachtung abschließend möchte ich festhalten, daß die im Verhaltensversuch ermittelten Schwellenwerte wesentlich niedriger liegen als die elektrophysiologischen.

Diese Tatsache weist auf das "alte" Problem der Existenz absoluter Schwellen bei Sinnesorganen hin. Einige Autoren (SWETS, 1961) lehnen sie als objektive Schwelle ab. Die meisten jedoch (auch BLECKMANN, 1980; BLECKMANN, WALDNER, SCHWARTZ, 1981; WEISS, MARTINI, 1970) sehen in ihnen keine absoluten Werte, sondern Hinweise auf Größenordnungen, und setzen statistische Kriterien, z.B. Antworten in 50 % der Fälle. Auch ich möchte meine Amplituden-Schwellen-Werte nicht als absolute Daten verstanden wissen. Die Messung soll lediglich Auskunft geben über die relative Empfindlichkeit der Tiere in einem bestimmten Frequenzbereich und unter bestimmten Versuchsbedingungen. Diese eingrenzenden Parameter ergaben sich aus der Forderung, vergleichbare Verhältnisse wie bei der Untersuchung der Frequenz-Unterscheidungsfähigkeit zu erzeugen. Nur unter diesen Voraussetzungen sollten die Ergebnisse betrachtet und mit anderen verglichen werden.

Über die Verarbeitung der Information im ZNS kann man keine Aussagen machen, da man fast nichts über sekundäre Seitenlini-

enneurone und die weitere Verschaltung weiß. Man kann hypothetisch eine topographische Aufspaltung annehmen, bei der bestimmte Sinneszellen an bestimmte Stellen im Gehirn projizieren (siehe auch MÜLLER und SCHWARTZ, 1982). Doch was geschieht mit der Information? Gibt es ein Ortsprinzip, bei dem bestimmte Frequenzen an bestimmte Orte übertragen werden, oder ein Zeitprinzip, bei dem unterschiedliche Erregungen jeder Faser irgendwie ausgewertet werden, oder ist beides vorhanden? Diese Fragen müssen zur Zeit noch unbeantwortet bleiben.

Als letztes möchte ich in diesem Zusammenhang auf die efferente Innervierung des Seitenlinienorgans eingehen. Jede Sinneszelle ist von afferenten und efferenten Fasern innerviert. Nach Untersuchungen von HASHIMOTO, KATSUKI, und YANAGISAWA (1970), FLOCK und RUSSEL (1976) sowie RUSSEL und LOWE (1983) sind die Efferenzen nicht spontan aktiv. Sie werden durch heftige Körperbewegungen erregt. Efferente Aktionspotentiale bewirken eine Hyperpolarisation der Haarsinneszelle. Dies führt zu einer Verminderung oder Unterdrückung der Entladungsrate in der afferenten Faser. Auf diese Weise können die Efferenzen die Aktivität der Afferenzen, die durch Eigenbewegung hervorgerufen wird, verringern. Dies wird interpretiert als Schutz vor Überlastung der Seitenlinien-Sinneszellen bei heftigen Körperbewegungen. Die Empfindlichkeit der Rezeptoren wird insofern gewahrt, als sie sofort, wenn der Fisch keine aktiven Eigenbewegungen mehr durchführt, in vollem Umfang vorhanden ist. Diese Vorstellung stützt die Ergebnisse aus Verhaltensuntersuchungen von WEISSERT (1979), der feststellte, daß der Fisch verschiedene stationäre Gitter nur unterscheiden konnte, wenn er die Möglichkeit des Entlanggleitens (ohne größere Bewegungen) hatte.

Auch ich konnte beobachten, daß die Fische während der Versuche meist relativ ruhig schwammen, was ich zunächst als Aufmerksamkeit für die Versuchssituation deutete. Diese Beobachtung könnte aber auch eine physiologische Bedeutung haben, in dem eine möglichst geringe Hemmung der Seitenlinienrezeptoren und damit optimale Reizaufnahmebedingungen erreicht werden.

Bei der Amplituden-Schwellen-Messung schwammen die Tiere besonders langsam. Im Schwellenbereich, also bei sehr geringen Amplituden, blieben sie oft beinahe "stehen", bevor sie als Reaktion nach Futter suchten. Nach vorhergenannter Theorie hatten sie dadurch praktisch keine efferente Erregung, also keine Hemmung der Afferenzen, so daß die Sinneszellen optimal empfindlich für die sehr geringen Amplitudenreize waren.

Über den genauen Mechanismus dieser Hemmung weiß man sehr wenig. Einen regulatorischen feed-back-Mechanismus <afferente Aktivität → efferente Erregung → afferente Hemmung> muß man ausschließen (ROBERTS & RUSSEL, 1972), da die Efferenzen nicht über Afferenzen erregbar sind. Efferente Aktivität wird durch taktile Reizung von Kopf und Rumpf, vestibuläre und schädliche chemische Reizung hervorgerufen. Über die Art der zentralen Steuerung ist nichts bekannt.

III. BETRACHTUNG EINES KONZEPTS FÜR DIE ZUSAMMENARBEIT VON SEITENLINIE UND GEHÖR

Das Seitenlinienorgan ist empfindlich für niederfrequente Vibrationen (z.B. KUIPER, 1956). Welche Fähigkeiten der Fische ausschließlich auf das Seitenlinienorgan zurückzuführen sind, ist schwer abzugrenzen.

Elektrophysiologische Ableitungen lassen nur bedingt Rückschlüsse zu, da nur einzelne Sinnesorgane oder afferente Nervenfasern untersucht werden. Auch Verhaltensversuche mit intakten Tieren geben nicht eindeutig Antwort auf die Frage, welches Sinnessystem der Fisch für bestimmte Leistungen benutzt, weil das Tier die Gesamtheit seiner Sinneseindrücke als Information verwenden kann.

Das größte Problem in diesem Zusammenhang ist die Trennung Seitenlinie-Gehör. Beides wird aus anatomischen und entwicklungsphysiologischen Gründen als Acustico-Lateralis-System bezeichnet. Die Rezeptoren sind sehr ähnlich (FLOCK, 1965,

1971), auch die physikalischen Reize sind nicht exakt zu trennen (HARRIS & VAN BERGEIJK, 1962). Dennoch gibt es einige Unterschiede: Während die Seitenlinienrezeptoren durch Wasserbewegungen hauptsächlich im Nahfeld einer Reizquelle erregt werden, reagiert das Gehör über komplizierte Übertragungsmechanismen auf Fernfeldreize wie Schall. Völlig trennen lassen sich beide Reizqualitäten allerdings nicht.

Um überschwellige Rezeptorpotentiale in der Haarzelle auszulösen, nennt KUIPER (1956) als Maximalfrequenz 1000 Hz, bei einigen Zellen 500 Hz; der optimale Seitenlinienbereich liegt bei ihm zwischen 50 Hz und 200 Hz. SAND (1981) gibt als optimal-empfindlichen Bereich 50-100 Hz an. Optimal wird der Frequenzbereich mit der höchsten Empfindlichkeit bezeichnet. Die Angaben beziehen sich auf elektrophysiologische Untersuchungen. Verhaltensversuche mit intakten Tieren (SCHWARTZ, 1965; BLECKMANN, 1980) zeigen ebenfalls den Bereich von 10 Hz bis 180 Hz als optimal für Seitenlinienorgane. Bei *Anoptichthys jordani* speziell liegt er zwischen 30 Hz und 150 Hz (WEISS, MARTINI; 1970).

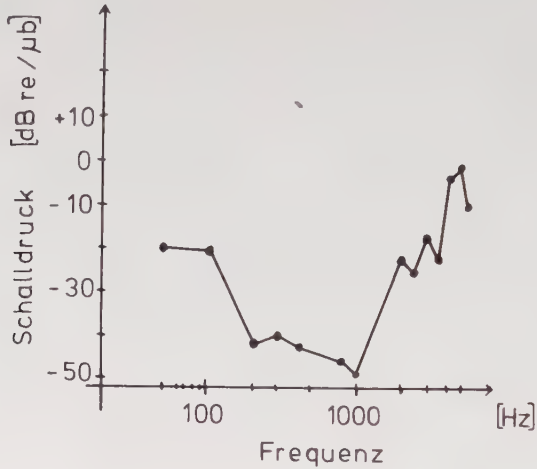
Verhaltensuntersuchungen zum Hörvermögen (TAVOLGA & WODINSKY, 1963; 1965; WODINSKY & TAVOLGA, 1964; POPPER, 1970; FAY, 1970) zeigen wesentlich höherfrequente Optimalbereiche, die artspezifisch schwanken. Bei *Anoptichthys jordani* liegt das Optimum zwischen 100 Hz und 3000 Hz mit einer Bestfrequenz von 1000 Hz; gemessen wurde der Bereich zwischen 50 Hz und 8000 Hz (POPPER, 1970). Abbildung 27 zeigt diese Hör-Schwellen-Kurve. Keine der Untersuchungen nennt Grenzwerte.

Zusammenfassend kann man sagen, daß die optimalen Empfindlichkeitsbereiche der beiden Sinnesorgane recht deutlich getrennt sind, die Frequenzbereiche jedoch weit überlappen.

So ergibt sich folgende Modellvorstellung: Im niederfrequenten Bereich, zwischen 10 Hz und 150 Hz, werden die Reize hauptsächlich vom Seitenlinienorgan aufgenommen. Für die Wahrnehmung höherer Frequenzen ist das Gehör verantwortlich. Der Übergang wird als fließend angenommen (auch MÜNZ, pers. Mitt.), denn die Empfindlichkeitsbereiche beider Systeme überlappen dergestalt, daß der unempfindlichere Teil des einen vom Opti-

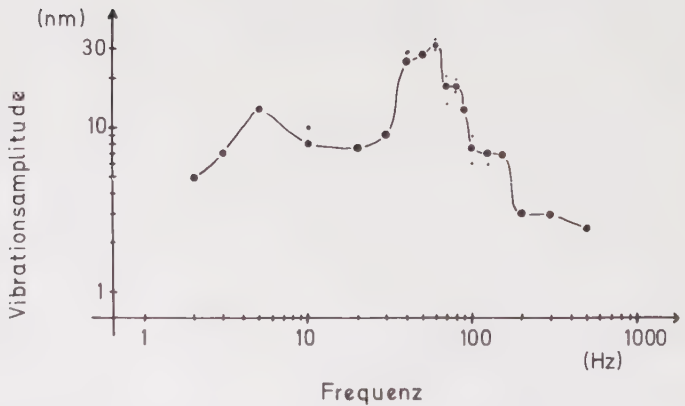
malbereich des anderen überlagert wird. Die Optimalbereiche beider grenzen aneinander und überlappen ebenfalls ein wenig zwischen 80 Hz und 150 Hz.

Abb. 27:



Hörschwellenkurve von *Anoptichthys jordani*
nach POPPER, 1970

Abb. 28:



Amplituden-Schwellen-Kurve für Vibrationsreize;
Anoptichthys jordani, siehe Abb. 18

Zur Verdeutlichung dieser Theorie möchte ich die von mir gemessene Amplituden-Schwellen-Kurve und die von POPPER (1970) beschriebene Hörschwellen-Kurve von *Anoptichthys jordani* vergleichend betrachten (siehe Abb. 27 und 28). Ich kann bei meinen Reizen davon ausgehen, daß sie 1) den optimalen Seitenlinien-Frequenz-Bereich einschließen und 2) als Vibrationen im Nahfeld höchst geeignete Seitenlinienreize darstellen. Doch ich kann nicht ausschließen, daß nicht bei höheren Frequenzen (mindestens ab 50 Hz) auch das Gehör gereizt wird. In meiner Kurve ist die Empfindlichkeit bis 150 Hz relativ gleichbleibend, ab 200 Hz wird sie größer, bei POPPER wird sie bereits ab 100 Hz größer (er hat allerdings keine Meßwerte zwischen 100 Hz und 200 Hz). Die Kurven könnten also "fließend" ineinander übergehen. Ich interpretiere diese Verläufe als Verhaltensbeleg für jene Modellvorstellung von der Zusammenarbeit von Seitenlinie und Gehör.

Im natürlichen Lebensraum der Fische werden niedrige Frequenzwerte von 14-60 Hz durch abiotische Reize wie Wasserwellen und fallende Blätter hervorgerufen (LANG, 1980). Der mittlere und höhere Frequenzbereich weist Reize durch Beutetiere, Artgenossen und Feinde auf. Manche Fische verständigen sich auch durch Laute. Es ist also aus verschiedenen Gründen für Fische sehr wichtig, verschiedene Frequenzen wahrnehmen und als Information verarbeiten zu können.

Bei einer strikten Trennung der Frequenzbereiche könnte es Schwierigkeiten im Grenzbezirk zwischen beiden geben, weil eben die Reizqualitäten nicht exakt zu trennen sind. Für den Fisch ist also die Überlappung beider Systeme sehr günstig oder gar lebensnotwendig, weil dadurch hohe Empfindlichkeit im gesamten Frequenzbereich möglich wird. Als Möglichkeit für die Verarbeitung im ZNS ist denkbar, daß z.B. durch einen Filtermechanismus die jeweils stärkere Erregung (also vom empfindlicheren System) als Information ausgewertet wird.

Endgültig ist das Problem, welches System der Fisch wozu benutzt, nur durch Ausschalten des einen oder des anderen Organs zu klären. Dies ist leider ziemlich schwierig, da man nach dem Eingriff weitere Verhaltensversuche durchführen muß, also die

Tiere nicht zu sehr schädigen darf. Bei einigen Tieren hat man solche Eingriffe vorgenommen, z.B. bei *Xenopus laevis* (ELEPFANDT, 1982) und *Aplocheilus lineatus* (MÜLLER & SCHWARTZ, 1982). Diese Tiere sind jedoch spezialisiert auf Oberflächenwellen, die als Reize für das Gehör nicht nachgewiesen sind. Bei *Anoptichthys jordani* sind Ausschaltungen des Seitenlinienorgans problematisch. Zum einen sind die Tiere recht klein, zum anderen haben sie eine sehr große Anzahl freier Neuromasten. So kann man bei peripherer Zerstörung nicht sicher sein, tatsächlich alle ausgeschaltet zu haben. Bei Durchtrennung des Seitenliniennerven beim Eintritt in die Medulla hat man Schwierigkeiten, den Statolithen und damit das Gleichgewichtsorgan der Fische unverletzt zu lassen. Doch wird man diese Probleme wahrscheinlich in Zukunft lösen können und eine Antwort auf die eingangs gestellte Frage erhalten.

IV. VERGLEICH DER ERGEBNISSE MIT DENEN ANDERER AUTOREN

1. ZUR FREQUENZUNTERSCHEIDUNG

Versuche zur Frequenzunterscheidung wurden bisher erst einmal publiziert: BLECKMANN et. al. (1981) testeten geblendete Oberflächenfische *Aplocheilichthys lineatus* im Verhaltensversuch mit dieser Fragestellung. Die typische Antwort dieses Fisches auf Oberflächenwellen ist eine Orientierungsreaktion in Richtung zur Reizquelle, gefolgt von Schwimmen dorthin sowie Schnappen (nach Beute). BLECKMANN et. al. teilten diese Verhaltensreaktionen in 7 verschiedenen gewichtete Klassen ein. Daher sind ihre Prozentwerte nicht direkt mit meinen vergleichbar. Auch die Versuchsbedingungen sind unterschiedlich. Ich gab gleichzeitig zwei Reize, von denen einer richtig und einer falsch war. Das Maß für die Unterscheidungsfähigkeit war die Wahlhäufigkeit des richtigen Reizes in Prozent. BLECKMANN et. al. dressierten die Fische auf eine Frequenz, z.B. 20 Hz, indem sie die Reaktion auf diesen Reiz wiederholt belohnten. Es wurden verschiedene Frequenzen einzeln nacheinander angeboten, doch nur der 20 Hz-Reiz belohnt. Im Versuch wurde dann zunächst 20 Hz gegen 40 Hz getestet, so lange, bis die richtigen Reaktionen nicht mehr zunahmen. Danach gab es 20 Hz gegen 30 Hz, gegen 25 Hz und gegen 23 Hz ($\Delta F = 20, 10, 5, 3$ Hz). Jedes Frequenzpaar konnte neu gelernt werden. Dies ist ein wesentlicher Unterschied zu meiner Methode (s.v.).

Ich möchte im folgenden die Ergebnisse der Untersuchung an *Aplocheilichthys lineatus* zusammenfassen und mit meinen Ergebnissen vergleichen:

- 1) BLECKMANN et. al. stellten fest, daß mit abnehmender Frequenzdifferenz zwischen andressierter und Test-Frequenz die Unterscheidung schwieriger wurde. Dies wird auch in meinen Wahlhäufigkeitskurven deutlich(s.v.): eine gewisse Differenz zwischen zwei Frequenzen mußte vorhanden sein, damit die Tiere die beiden voneinander unterscheiden konnten.
- 2) Bei *Aplocheilichthys lineatus* nahm mit zunehmender Frequenz die Unterscheidungsfähigkeit ab: bei einem konstanten $\Delta F =$

= 20 Hz erreichte er bei 20 Hz 86 % Wahlhäufigkeit, bei 80 Hz nur noch 64 %. Dies war bei *Anoptichthys jordani* nicht der Fall: bei hinreichend großem Frequenzunterschied ($\Delta F = 20$ Hz ist sehr groß) stieg die Wahlhäufigkeit im gesamten Frequenzbereich auf über 85 %.

- 3) Die von BLECKMANN et. al. errechneten Schwellenwerte für die Unterscheidung von Frequenzen sind etwa halb so groß wie die von mir bestimmten. Dies kann verschiedene Gründe haben; am wichtigsten scheinen mir die sehr verschiedenen Versuchsbedingungen zu sein.

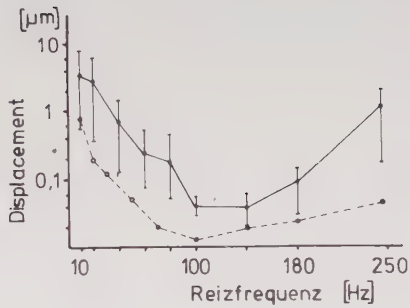
Bei dem Vergleich der beiden Untersuchungen muß man berücksichtigen, daß verschiedene physikalische Parameter getestet wurden: *Aplocheilus lineatus* erhielt als Reize Oberflächenwellen und damit Transversalwellen (SCHWARTZ, 1965), *Anoptichthys jordani* hingegen erhielt Unter-Wasser-Wellen und damit Longitudinalwellen.

Beide Untersuchungen zeigen einen Anstieg der Frequenz-Unterscheidungs-Fähigkeit mit zunehmender Frequenz. Betrachtet man die $\Delta F/F$ -Funktionen, so nimmt die relative Empfindlichkeit von *Aplocheilus lineatus* bis 80 Hz zu, bei meinen Werten hält diese Tendenz auch oberhalb von 80 Hz an (bei *Anoptichthys jordani*).

2. ZUR AMPLITUDEN-SCHWELLE

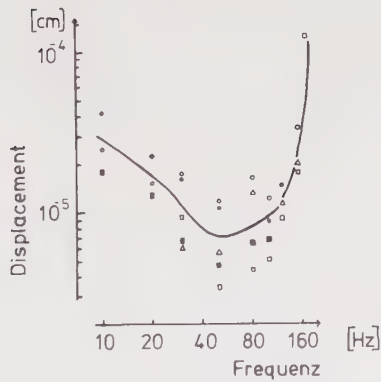
Das Seitenlinienorgan verschiedener Tiere wurde hinsichtlich der Amplituden-Empfindlichkeit auch von anderen Autoren untersucht. Zwei Kurven dazu zeigen die Abbildungen 29 und 30. Alle diese Ergebnisse zeigen im unteren und oberen Frequenzbereich deutlich höhere Schwellenwerte als in einem mittleren Bereich, der der optimale zu sein scheint.

Abb. 29:



Amplituden-Schwellen-Kurve, *Aplocheilus lineatus*,
---: Verhalten, —: Elektrophysiologie, nach
BLECKMANN & TOPP, 1981

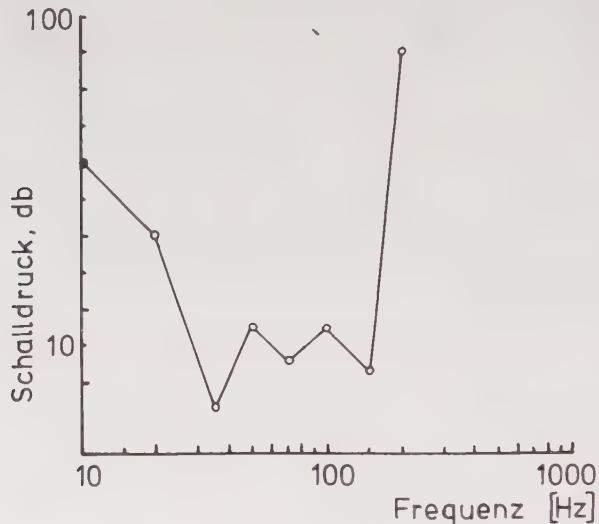
Abb. 30:



Seitenlinien-Vibrogramm (elektrophysiologisch),
Rutilus rutilus, Mittelwertkurve von 5 Tieren,
nach SAND, O., 1981

Meine Erwartung orientierte sich an diesen Ergebnissen. Sie wurde unterstützt durch eine Veröffentlichung von WEISS & MARTINI (1970), die eine Seitenlinien-Amplituden-Schwellen-Kurve bei *Anoptichthys jordani* zeigten, deren Verlauf ebenfalls ungefähr U-förmig ist (Abb. 31).

Abb. 31:



Amplituden-Schwellen-Kurve bei *Anoptichthys jordani*,
nach WEISS & MARTINI, 1970

Meine Ergebnisse sehen jedoch anders aus (siehe Abb. 28 oder 18). Ich interpretiere den Kurvenverlauf als relativ gleichbleibend (siehe Diskussion S.43). Im oberen Frequenzbereich nimmt die Empfindlichkeit mit zunehmender Frequenz zu. Die Schwellenwerte liegen im Vergleich zu anderen Messungen relativ niedrig (siehe Abb. 30); sie sind gut vergleichbar mit Verhaltensuntersuchungen an *Aplocheilus lineatus* von BLECKMANN (1980) (siehe in Abb. 29). Sie liegen um 1-2 Zehnerpotenzen niedriger als Ableitergebnisse von MÜNZ & CLAAS (schr. Mitt.) an *Anoptichthys jordani*. Dies war zu erwarten, da intakte Tiere die Information des gesamten Seitenlinienorgans

auswerten können, während elektrophysiologische Ableitungen höchstens eine kleine Gruppe von Neuromasten erfaßt (bei Ableitung einer Afferenz) oder gar nur ein Einzelorgan. Das gleiche Phänomen stellten BLECKMENN und TOPP (1981) bei *Aplocheilus lineatus* fest; hier lagen die Schwellenwerte im Verhaltensversuch 3-5 mal niedriger (siehe Abb. 29).

Der Kurvenverlauf meiner Ergebnisse weist keine höheren Schwellenwerte im niederen und hohen Frequenzbereich auf, wie eingangs erwartet, sondern die Empfindlichkeit wird mit zunehmender Frequenz größer.

Die Amplituden-Schwellen-Kurve von WEISS & MARTINI unterscheidet sich deutlich von meiner Kurve: Der Verlauf ist im Gegensatz zu meinem Ergebnis deutlich U-förmig. Der Grund für den Unterschied könnte in der völlig anderen Methode liegen: Mit Hilfe von zwei Lautsprechermembranen ließen sie die gesamte Wassermasse im Becken vibrieren. Die Lautsprecher arbeiteten 180° phasenverschoben; somit wurde das Wasser gleichmäßig hin und her bewegt. Die dadurch entstehende Wasserteilchen-Bewegung ist der typische Seitenlinienreiz; Rezeptoren des Hörsystems werden dadurch in jenem Frequenzbereich nicht erregt. So zeigt diese Kurve wohl ausschließlich Seitenlinien-Schwellen-Werte, während bei meiner Untersuchung zumindest im oberen Frequenzbereich das Gehör beteiligt sein kann (s.v.).

Die U-förmigen Kurvenverläufe anderer Autoren stammen bis auf eine Ausnahme aus elektrophysiologischen Messungen. Bei dieser Methode leitet man ausschließlich von Rezeptoren oder Fasern des Seitenlinienorgans ab. Man kann auf diese Weise den physiologischen Empfindlichkeitsbereich des Organs ermitteln. Die eine Ausnahme ist eine Verhaltensuntersuchung von BLECKMANN (1980) an *Aplocheilus lineatus* (siehe Abb. 29 gestrichelte Kurve), die auch eine schwache U-Form zeigt. Dies könnte in der physikalischen Natur der Wellen liegen: Oberflächenwellen sind Transversalwellen und wahrscheinlich nicht geeignet als Hörreiz. Somit wäre in diesem Fall auch ausschließlich das Seitenlinienorgan gereizt worden.

Diese Betrachtung abschließend möchte ich zusammenfassen, daß ich unter meinen Versuchsbedingungen nicht ausschließen kann,

zumindest bei höheren Frequenzen das Gehör mitgereizt zu haben. Der Kurvenverlauf meiner Untersuchung fügt sich sowohl mit den absoluten Werten als auch mit dem Gesamtverlauf gut in die Modell-Vorstellung über die Arbeitsweise des Akustico-Lateralis-Systems (s.v.) ein.

3. ZU EINER ANDEREN HYPOTHESE ÜBER DIE ZUSAMMENARBEIT VON SEITENLINIE UND GEHÖR

WODINSKY und TAVOLGA (1963, 1964) ermittelten Audiogramme von verschiedenen Fischen. Sie arbeiteten im Bereich von 100 Hz bis 1200 (auch 2400) Hz. Dabei ergaben sich bei 4 Arten (9 wurden untersucht) Aufspaltungen der Kurven im unteren Frequenzbereich (100-300 bzw. -700 Hz), was die Autoren auf das Einsetzen verschiedener Sinnessysteme, Hör- und Seitenlinienorgan, zurückführten. Die zweite, niedriger liegende Schwellenkurve, als "secondary low-frequency threshold" bezeichnet, wurde dem Seitenlinienorgan zugeschrieben. Sie vermuteten, daß die Fische zunächst das Gehör als Rezeptoreingang benützten, mit zunehmender Übung dann auf das empfindlichere Seitenlinienorgan "umschalteten": "Possibly therefore, with increased training, the animals learned that low-frequency sound detection by way of the lateral line was more efficient." "... that many of our experimental animals utilized the inner ear mechanism first and, after additional training, switched to the more sensitive low-frequency detector." (S. 222; 1963). In einer späteren Arbeit (1965) ändern die Autoren ihre Meinung ein wenig: Die Hypothese der zwei Sinnesmodalitäten muß nicht zutreffen, aber sie wollen auch nicht völlig davon abgehen, "we are as yet unwilling to discard our original hypothesis completely.". Sie geben als für sie unbefriedigende Erklärung einen Lernvorgang an.

Ich bezweifle die zuerst genannte Interpretation aus folgenden Gründen:

- 1) Der Bereich dieser sekundären, niederfrequenten Schwelle

(100-700 Hz) ist nach Erkenntnissen elektrophysiologischer Untersuchungen für das Seitenlinienorgan zu hoch.

- 2) Die zweite, niederfrequente Kurve trat nur bei 4 von 9 untersuchten Arten auf. Alle Arten aber besitzen Hör- und Seitenlinienorgane.
- 3) Die Schwellenwerte im oberen Bereich wurden mit 1-2 Fischen (von 3-4 Versuchstieren pro Art) gemessen. Es ist möglich, daß im oberen Frequenzbereich eine ebenso große Streuung der Werte auftritt, die im unteren Bereich zu einer Interpretation von 2 Kurven führte. Anders ausgedrückt: hätte man den gesamten Bereich mit allen Versuchstieren gemessen, wäre die Streuung evtl. gleichmäßig groß gewesen, und es wäre nicht zu jener Interpretation gekommen.
- 4) Das "Umschalten" von einem System ins andere ist eine kaum zu belegende Hypothese.

Aus diesen Gründen interpretiere ich die Kurvenverläufe als Lernvorgänge; die Schwankungsbreite liegt wahrscheinlich im Bereich der "normalen" Abweichungen.

G. ZUSAMMENFASSUNG

- 1) Ziel der Arbeit war es, die Frequenzunterscheidungsfähigkeit des mexikanischen Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* für Vibrationsreize in einem größeren Bereich zu untersuchen. Die zu unterscheidenden Frequenzen wurden von zwei unter Wasser vibrierenden Stößeln erzeugt.
- 2) Eine Dressurmethode wurde entwickelt, die es ermöglichte, das Verhalten der Tiere im gesamten Frequenzbereich zu untersuchen, ohne daß ständiges Neu- oder Umlernen erforderlich war.
- 3) Mit 8 Versuchstieren wurde das Frequenzunterscheidungsvermögen im Bereich zwischen 10 Hz und 100 (120) Hz getestet. Die Fische konnten im gesamten Bereich Frequenzen unterscheiden und erreichten bei hinreichend großen Frequenzdifferenzen hohe Wahlhäufigkeiten (80-91 %).
- 4) In einem Zusatzversuch wurde sowohl der Einfluß variabler Amplituden als auch derjenige von Oberflächenwellen untersucht. Die Ergebnisse zeigten, daß unter meinen Versuchsbedingungen die verschiedenen Frequenzen die entscheidenden Parameter waren.
- 5) In einem zweiten Versuch wurde die Empfindlichkeit des mexikanischen Höhlenfisches auf Vibrationsreize untersucht. Zu diesem Zweck wurde die Versuchsanordnung entscheidend verändert, da die in dieser Messung sehr störende Sekundärströmung verhindert werden mußte.
- 6) Mit einer etwas geänderten Dressurmethode wurde die Amplituden-Schwellen-Kurve ermittelt. Sie zeigt eine relativ gleichbleibende Empfindlichkeit (um 0,018 μ m) im Bereich zwischen 10 Hz und 150 Hz, die mit höherer Frequenz (150-500 Hz) deutlich zunimmt.
- 7) Die zweite Messung verdeutlicht, daß die Untersuchung des Frequenzunterscheidungsvermögens unbeeinflusst von Wahrnehmungsschwellen für die Reize selbst war; die Reize der Frequenzuntersuchung waren mit 1 mm Vibrationsamplitude weit überschwellig.

- 8) Hydrodynamische Grundlagen für meine Versuche sowie Ergebnisse aus elektrophysiologischen Untersuchungen anderer Autoren weisen auf die Beteiligung des Seitenlinienorgans unter meinen Versuchsbedingungen hin. Damit zusammenhängende Vorstellungen, auch anderer Autoren, werden diskutiert.
- 9) Möglichkeiten der Verarbeitung der Reize werden mit Hilfe von Untersuchungen anderer Autoren aufgezeigt, soweit dies anatomische und elektrophysiologische Erkenntnisse (von anderen Tieren) zulassen.

H. LITERATURVERZEICHNIS

- BERGEIJK, W. A. van: Introductory comments on lateral line function. Lateral Line Detectors, P. Cahn ed., 73-81; 1967
- The evolution in vertebrate hearing. In: Contributions to sensory physiology, Vol. II, New York, Academic Press Inc.; 1967
- Directional and nondirectional hearing in fish. In: Marine Bio-Acoustics, Tavolga, W. N. (ed.), Oxford, Pergamon Press; 1964
- ; ALEXANDER, S.: Lateral line canal organs on the head of *Fundulus heteroclitus*. J. Morph. 110, 333-346, 1962
- BLECKMANN, H.: Reaction time and stimulus frequency in prey localization in the surface-feeding fish *Aplocheilichthys lineatus*. J. Comp. Physiol. 140, 163-172; 1980
- ; SCHWARTZ, E.: The functional significance of frequency modulation within a wave train for prey localization in the surface feeding fish *Aplocheilichthys lineatus* (Cyprinodontidae). J. Comp. Physiol. 145, 331-339; 1982
- ; TOPP, G.: Surface wave sensitivity of the lateral line organ of the topminnow *Aplocheilichthys lineatus*. Naturwiss. 67, 624-625; 1981
- ; WALDNER, I; SCHWARTZ, E.: Frequency discrimination of the surface-feeding fish *Aplocheilichthys lineatus*. A prerequisite for prey localization? J. Comp. Physiol. 143, 485-490; 1981
- BREDER, C. M.: Descriptive ecology of La Cueva Chica with especial reference to the blind fish, *Anoptichthys*. Zoologica N.Y. 27, 7-15; 1942
- ; GRESSER, E. B.: Correlations between structural eye defects and behaviour in the Mexican blind characin. Zoologica N.Y. 26, 123-132; 1941
- ; --- : Further studies on the light sensitivity and behaviour of the Mexican blind characin. Zoologica N.Y. 26, 289-296; 1941

- CAHN, P. H. (ed.): Lateral Line Detectors. Bloomington: Indiana Univ. Press; 1967
- ; SILER, W.; WODINSKY, J.: Acoustico-lateralis system of fishes: Tests of pressure and particle-velocity sensitivity in the grunts, *Haemulon sciurus* and *Haemulon parrai*. J. Acoust. Soc. Am. 46, 1572-1578; 1969
- CAMPENHAUSEN, C. v.; WEISSERT, R.; RIESS, I.: Detection of stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). J. Comp. Physiol. 143, 369-374; 1981
- CLAAS, B.; MÜNZ, H.: Bony fish lateral line efferent neurons identified by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. Brain Res. 193 (1), 249-253; 1980
- ; --- : Projection of lateral line afferents in a teleost's brain. Neurosci. Lett. 23, 287-290; 1981
- ; FRITZSCH, B.; MÜNZ, H.: Common efferents to lateral line and labyrinthine haircells in aquatic vertebrates. Neurosci. Lett. 27, 231-235; 1981
- DENTON, E. J.; GRAY, J.: Mechanical factors in the excitation of clupeid lateral lines. Proc. Roy. Soc. Lond. B 218, 1-26; 1983
- DIJKGRAAF, S.: Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. Z. vergl. Physiol. 20, 162-214; 1934
- Bau und Funktion der Seitenorgane und des Ohrlabyrinths bei Fischen. Experientia 8, 205-216; 1952
- Elektrophysiologische Untersuchungen an der Seitenlinie von *Xenopus laevis*. Experientia 12 (7), 276-278; 1956
- The functioning and significance of the lateral line organs. Biol. Rev. 38, 51-105; 1962
- ELEPFANDT, A.: Accuracy of taxis response to water waves in the clawed toad (*Xenopus laevis* Daudin) with intact or with lesioned lateral line system. J. Comp. Physiol. 148, 535-545; 1982
- FAY, R. R.: Auditory frequency discrimination in the goldfish (*Carassius auratus*). J. Comp. Physiol. 73, 175-180; 1970

- FAY, R. R.; POPPER, A.: Structure and function of teleost auditory systems. In: Comparative studies of hearing in vertebrates. Popper, Fay (eds.), New York: Springer Verlag, 3-42; 1980
- FLOCK, A.: Electron microscopic and electrophysiological studies on the lateral-line canal organ. Acta Oto-Laryngol. (Stockholm) Suppl. 199, 1-90; 1965
- Sensory transduction in hair cells. Handbook of sensory physiology Vol. I, Lowenstein (ed.), Springer Verlag, 396-441; 1971
- ; RUSSEL, I.: Inhibition by efferent nerve fibres: action on hair cells and afferent synaptic transmission in the lateral line canal organ of the burbot *Lota lota*. J. Physiol. 257, 45-62; 1976
- ; WERSÄLL, J.: A study of the orientation of the sensory hairs of the receptor cells in the lateral line organ of fish with special reference to the function of the receptors. J. Cell. Biol. 15, 19-27; 1962
- FRÜHBELT, B.: Verhaltensuntersuchungen und Dressurexperimente zum Frequenzunterscheidungsvermögen des blinden Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* (Hubbs et Innes). Diplomarbeit, Mainz; 1981
- FUNCK, K.-J.: Untersuchungen zum räumlichen Auflösungsvermögen des blinden Höhlenfisches *Anoptichthys jordani*: Detektion von Kunststoffstäben verschiedener Durchmesser. Diplomarbeit, Mainz; 1984
- GERTYCHOWA, R.: Studies on the ethology and space orientation of the blind cave fish *Anoptichthys jordani* Hubbs et Innes 1963 (Characidae). Folia Biol. 18, 1, 9-66; 1970
- GÖRNER, P.: Untersuchungen zur Morphologie und Elektrophysiologie des Seitenlinienorgans vom Krallenfrosch (*Xenopus laevis* Daudin). Z. vergl. Physiol. 47, 316-338; 1963
- Source localization with labyrinth and lateral-line in the clawed toad (*Xenopus laevis*). In: Sound reception in fish. Schuijf; Hawkins (eds.), 171-184; 1976
- GRAY, J. A. B.; DENTON, E. J.: The mechanics of the clupeid acoustico-lateralis system: low frequency measurements. J. mar. biol. Ass. U. K. 59, 11-26; 1979

- GROBBEL, G.; HAHN, G.: Morphologie und Histologie der Seitenorgane des augenlosen Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* im Vergleich zu anderen Teleosteen. Z. Morph. u. Ökol. d. Tiere 47, 249-266; 1958
- HAHN, G.: Ferntastsinn und Strömungssinn beim augenlosen Höhlenfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs et Innes im Vergleich zu einigen anderen Teleosteen. Natwiss. 24, 611; 1960
- HARRIS, G. G.; BERGEIJK, W. A. 'van: Evidence that the lateral line organ responds to the nearfield displacements of sound sources in water. J. Acoust. Soc. Am. 34, 1831-1841; 1962
- ; FRISHKOPF, L. S.; FLOCK, A.: Receptor potentials from hair cells of the lateral line. Science (Wash.) 167, (3914), 76-79; 1970
- HASHIMOTO, T.; KATSUKI, Y.; YANAGISAWA, K.: Efferent system of lateral-line organ of fish. Comp. Biochem. Physiol. 33, 405-421; 1970
- HASSAN, El-Sayed: Mathematical description of the stimulus for the lateral line organ. In: Varju; Schnitzler (eds.): Localization and Orientation in Biology and Engineering. 73-76; 1984
- HELVERSEN, O. von: Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit bei der Honigbiene. J. Comp. Physiol. 80, 439-472; 1972
- HERTER, K.: Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen. Berlin; 1953
- HOAR, W. S.; RANDALL, D. J. (eds.): Fish Physiology. Academic Press, New York u. London, Vol. I-VI; 1971
- HOCH, W.: Der lichtscheue Höhlenfisch. Tetra Information (TI), 60, ;1982
- HOFER, B.: Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. Ber. kgl. bayer. biol. Versuchsstation München, 115-164; 1908

- JIELOF, R.; SPOOR, A.; DE VRIES, H.: The microphonic activity of the lateral line. *J. Physiol.* 116, 137-157; 1952
- KÄHLING, J.: Untersuchungen über den Lichtsinn bei dem Höhlenfisch *Anoptichthys jordani* Hubbs et Innes (Characidae). *Biol. Zentralbl.* 80, 439-451; 1961
- KROESE, A.; ZALM, J. M. van der; BERCKEN, J. van den: Frequency response of the lateral line organ of *Xenopus laevis*. *Pflügers Arch.* 375, 167-175; 1978
- KUHN, O.; KÄHLING, J.: Augenrückbildung und Lichtsinn bei *Anoptichthys jordani* (Hubbs et Innes). *Experientia* 10, 385-388; 1954
- KUIPER, J. W.: The microphonic effect of the lateral line organ. Thesis, Univ. of Groningen, The Netherlands; 1956
- LANG, H. H.: Surface wave discrimination between prey and non-prey by the backswimmer *Notonecta glauca* L. (Hemiptera, Heteroptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6, 233-246; 1980
- LEYDIG, F.: Über die Schleimkanäle der Knochenfische. *Müller's Archiv für Anatomie*, 170 ff.; 1850
- Über Organe eines sechsten Sinns. *Nov. Acta Acad. Leop. Carol. Bd.* 34; 1868
- LIER, B.: Untersuchungen zum Beutefangverhalten des blinden Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* und seiner Reaktion auf mechanische Reize. *Wiss. Hausarbeit zum Staatsexamen f. Lehramt an Gymnasien, Mainz*; 1978
- MITCHELL, R. W.; RUSSEL, W. H.; ELLIOT, W. R.: Mexican eyeless characin fishes, genus *Astyanax*: environment, distribution, and evolution. *Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ.* 12, 1-89; Texas Tech. Press Lubbock; 1977
- MØLLER, A. R.: *Basic Mechanisms in Hearing*. Academic Press, London; 1973
- MÜLLER, U.; SCHWARTZ, E.: Influence of single neuromasts on prey localization behavior of the surface feeding fish, *Aplocheilichthys lineatus*. *J. Comp. Physiol.* 149, 399-408; 1982
- MÜNZ, H.: Morphology and innervation of the lateral line system in *Sarotherodon niloticus* (L.) (Cichlidae, Teleostei). *Zoomorph.* 93, 73-86; 1979

- MÜNZ, H.; CLAAS, B.: The functional organization of neuromasts in the lateral line system of a cichlid fish. In: Advances in Vertebrate Neuroethology. Ewert, Capranica, Ingle (eds.), Vol. 56, 301-307; 1983
- ; --- : Functional differences between lateral-line neuromasts. Neurosci. Lett. Suppl. 10, 343; 1982
- PARTRIDGE, B.; PITCHER, I. J.: the sensory basis of fish schools: relative roles of lateral-line and vision. J. Comp. Physiol. 135, 315-325; 1980
- POPPER, A. N.: Auditory capacities of the mexican blind cave fish (*Astyanax jordani*) and its eyed ancestor (*Astyanax mexicanus*). Anim. Behav. 18, 552-562; 1970
- POPPER, A. N.; FAY, R. R.: Sound detection and processing by teleost fishes; a critical review. J. Acoust. Soc. Am. 53, 1515-1529; 1973
- RIESS, I.: Dressurexperimente zum Formunterscheidungsvermögen des blinden Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* (Hubbs et Innes). Schriftl. Hausarbeit zum Staatsexamen, Mainz; 1973
- ROBERTS, B. L.; RUSSEL, I. J.: The activity of lateral line efferent neurons in stationary and swimming dogfish. J. exp. Biol. 57, 425-448; 1972
- RUSSEL, I. J.; LOWE, D. A.: The effect of efferent stimulation on the phase and amplitude of extracellular receptor potentials in the lateral line system of the perch (*Perca fluviatilis*). J. Exp. Biol. 102, 223-238; 1983
- SAND, A.: The mechanism of the lateral sense organ of fishes. Proc. Roy. Soc. Lond. (B.), 123, 472-495; 1937
- SAND, O.: The lateral line and sound reception. In: Hearing and Sound Communication in Fishes. Tavolga; Popper; Fay (eds.), Springer Verlag, 459-475; 1981
- SCHEMMELE, C.: Vergleichende Untersuchungen an den Hautsinnesorganen ober- und unterirdisch lebender *Astyanax*-Formen. Z. Morph. Tiere, 61, 255-316; 1967
- SCHLICHTING: Berechnung ebener periodischer Grenzsichtströmungen. Physikal. Zeitschrift 33, 327-337; 1932
- SCHUIJF, A.; HAWKINS, A. D. (eds.): Sound Reception in Fish. Elsevier, Amsterdam; 1976

- SCHWARTZ, E.: Lateral-line mechanoreceptors in fishes and amphibians. In: Handbook of Sensory Physiology, III/3. Fessard, A. (ed.), Berlin, Springer Verlag, 257-278; 1974
- Zur Lokalisation akustischer Reize von Fischen und Amphibien. Fortschr. d. Zool. 21, 121-135; 1973
- Die Ortung von Wasserwellen durch Oberflächenfische. Z. vergl. Physiol. 74, 64-80; 1971
- Bau und Funktion der Seitenlinie des Streifenhechtlings (*Aplocheilichthys lineatus* Cuv. u. Val.). Z. vergl. Physiol. 50, 55-87; 1965
- STARCK, D.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York; 1983
- SUCKLING, E. E.; SUCKLING, J. A.: Lateral line as a vibration receptor. J. Acoust. Soc. Am. 36, 2214-2216; 1964
- TAVOLGA, W. N. (ed.): Sound Reception in Fishes. Stroudsburg, Pennsylvania: Dowden, Hutchinson and Ross; 1976 a; 1977 a
- (ed.): Marine Bio-Acoustics. Oxford, Pergamon Press; 1964
- ; POPPER, A.; FAY, R.: Hearing and Sound Communication in Fishes. Springer Verlag; 1981
- ; WODINSKY, J.: Auditory Capacities in Fishes: pure tone thresholds in nine species of marine teleosts. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 126, 177-240; 1963
- ; ---: Auditory capacities in fishes: threshold variability in the blue-striped grunt, *Haemulon sciurus*. Anim. Behav. 13, 301-311; 1965
- THINES, G.; DURAND, J.: Connaissances actuelles sur l'appareil sensoriel de la ligne latérale chez les vertébratés cavernicoles aquatiques. Ann. Spéleol. 28, (2), 271-282; 1972
- TOPP, G.: Primary lateral line response to water surface waves in the topmonnow *Aplocheilichthys lineatus*. Pflügers Archiv 397, 1, 62 ff.; 1983
- TRUJILLO-CENÓZ, O.: Electron microscope observations on chemo- and mechano-receptor cells of fishes. Z. Zellforsch. u. Mikroskop. Anat. 54, 654-676; 1961

- WEISS, B.: Lateral-line sensitivity in the goldfish (*Carassius auratus*). J. Audit. Res. 9, 71-75; 1969
- ; MARTINI, J.: Lateral-line sensitivity in the blind cave fish (*Anoptichthys jordani*). J. comp. physiol. Psychol. 71, 1, 34-37; 1970
- WEISSERT, R.: Dressurexperimente und Verhaltensbeobachtungen zum Formunterscheidungsvermögen des blinden Höhlenfisches *Anoptichthys jordani* (Hubbs et Innes). Natwiss. Diss., Mainz, 1979
- ; CAMPENHAUSEN, C. v.: Discrimination between stationary objects by the blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). J. Comp. Physiol. 143, 375-381; 1981
- WERSÄLL, J.; FLOCK, A.: Functional anatomy of the vestibular and lateral line organs. In: Contributions to Sensory Physiology, Vol I, New York, Academic Press Inc.; 1965
- WODINSKY, J.; TAVOLGA, W. N.: Sound detection in teleost fish. In: Marine Bio-Acoustics. Tavolga (ed.), Oxford, Pergamon Press, 269-280; 1964

ANHANG

Im folgenden sind sämtliche gemessenen Werte zur Frequenzunterscheidung in Form von Versuchsprotokollen aufgezeichnet.

Die unterstrichene Frequenz ist diejenige, für die die Unterscheidungsfähigkeit ermittelt wurde. Zu Anfang der Tabellen stehen die jeweiligen Testfrequenzen. Daran schließen sich sämtliche Wahlhäufigkeitsergebnisse in Prozentwerten an, ermittelt für alle Versuchstiere (Fische I-VIII). Am Ende jeder Tabelle sind die errechneten Mittelwerte und die dazugehörigen Standardabweichungen aufgetragen.

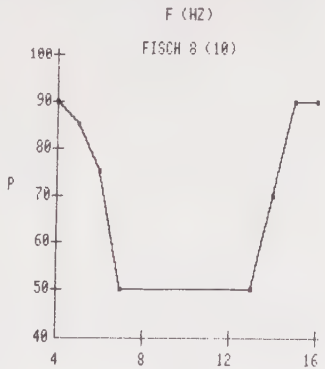
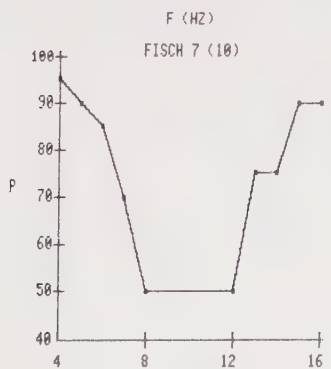
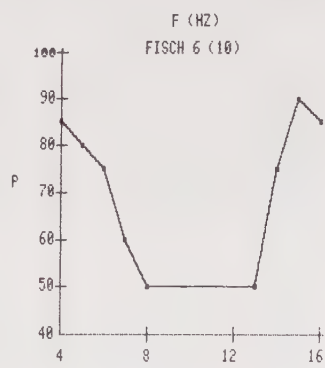
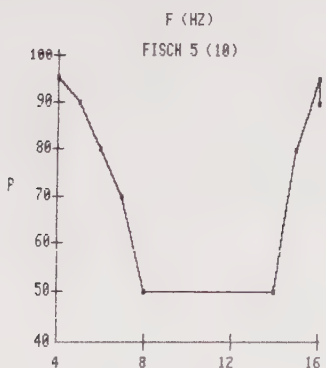
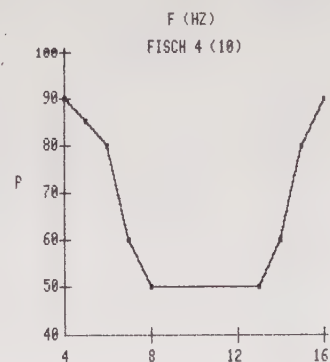
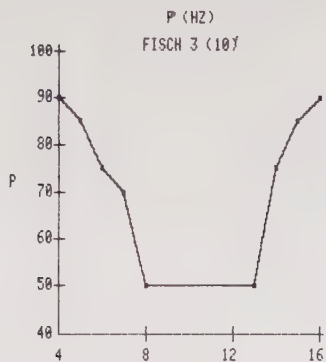
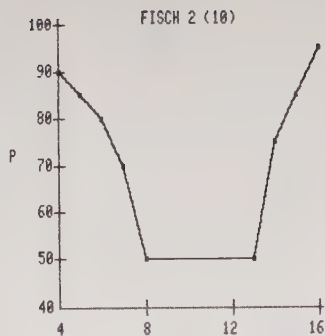
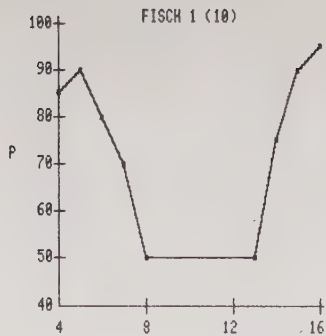
Im Anschluß an ein Versuchsprotokoll sind die Unterscheidungskurven für die einzelnen Fische dargestellt (Computerausdrucke), pro Seite alle 8 Kurven für eine Frequenz. Hierbei sind auf der X-Achse die Frequenzen in Hz, auf der Y-Achse die Wahlhäufigkeiten in Prozent eingezeichnet. Zur Verdeutlichung der Beschriftung: Fisch 4 (60) bedeutet: Wahlhäufigkeitskurve für die Frequenz 60 Hz von Fisch IV.

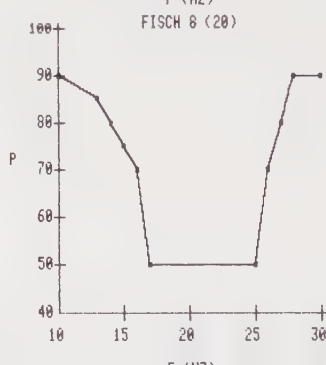
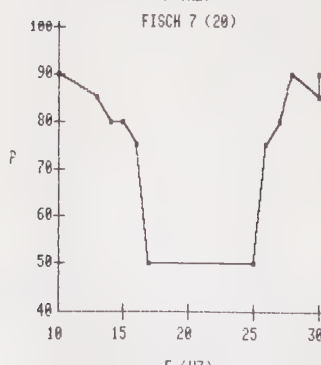
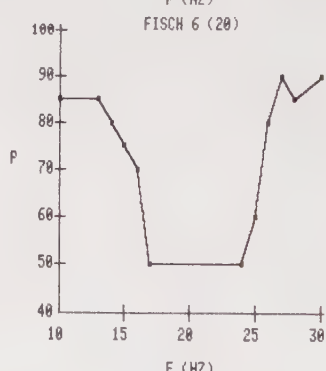
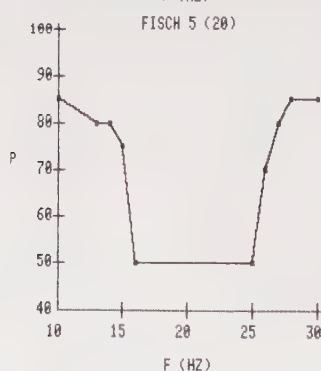
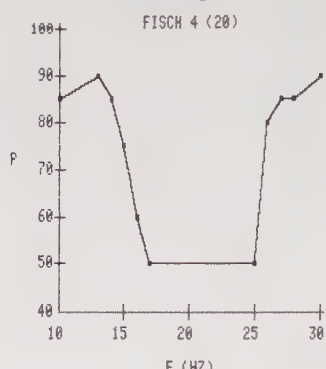
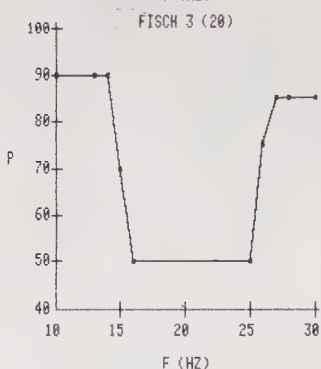
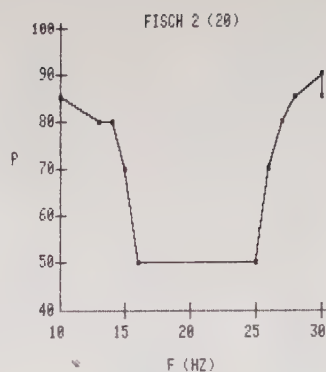
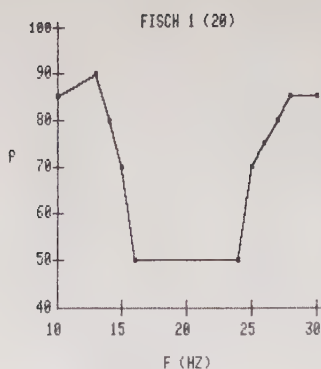
10 Hz getestet gegen

		Fische:								Ø	Sand- abw.
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII		
4 Hz	85%	90	90	90	95	85	95	90	90,0	3,8	
5	90	85	85	85	90	80	90	85	86,3	3,5	
6	80	80	75	80	80	75	85	75	78,8	3,5	
7	70	70	70	60	70	60	70	50	65,0	7,6	
8	50	50	50	50	50	50	50	-	50,0	0	
16	95	95	90	90	85	85	90	90	91,3	3,5	
15	90	85	85	80	80	90	90	90	86,3	4,4	
14	75	75	75	60	50	75	75	70	69,4	9,4	
13	50	50	50	50	-	50	75	50	53,1	8,8	
12	-	-	-	-	-	-	50	-	50,0	0	

20 Hz getestet gegen

	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>	<u>V</u>	<u>VI</u>	<u>VII</u>	<u>VIII</u>		
10 Hz	85%	85	90	85	85	85	90	90	86,9	2,6
13	90	85	90	90	80	85	85	85	86,3	3,5
14	80	80	85	85	80	80	80	80	81,3	2,3
15	70	70	70	75	75	75	75	75	73,8	3,5
16	50	50	50	60	50	70	50	70	59,4	10,8
17	-	-	-	50	-	50	-	50	50,0	0
30	85	90	85	90	95	90	85	90	88,8	3,5
28	85	85	85	85	85	85	90	90	86,3	2,3
27	80	80	85	85	80	90	80	80	82,5	3,8
26	75	70	75	80	70	80	75	70	74,4	4,2
25	70	50	50	50	50	60	50	50	53,8	7,4
24	50	-	-	-	-	50	-	-	50,0	0



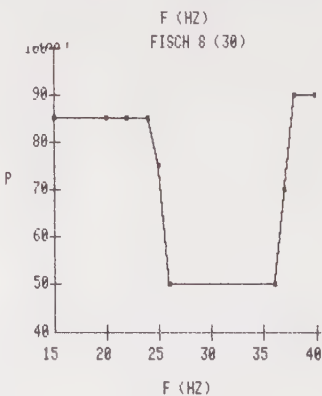
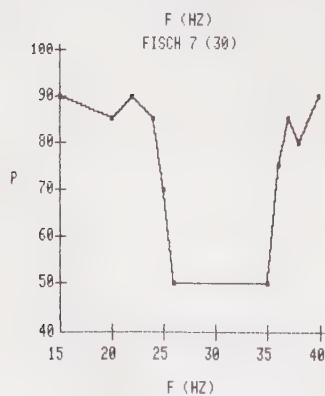
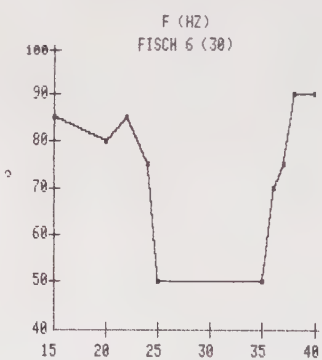
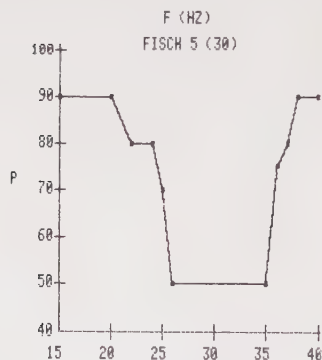
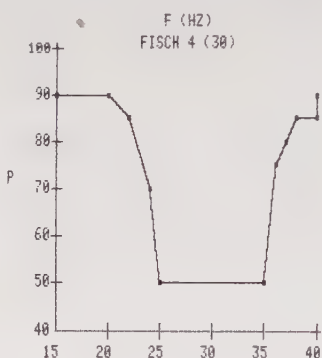
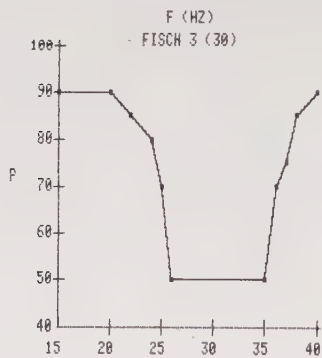
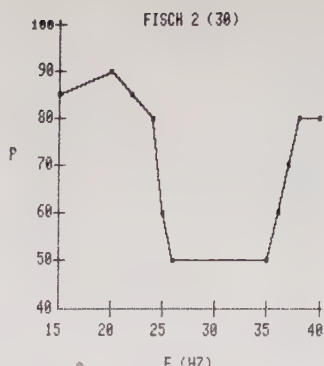
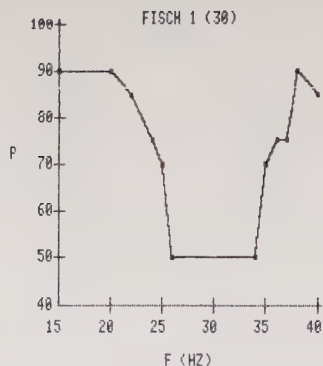


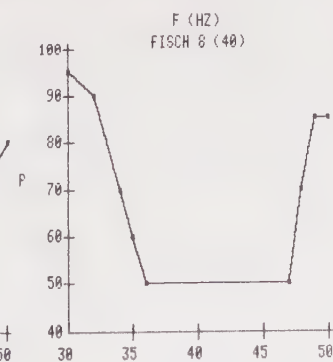
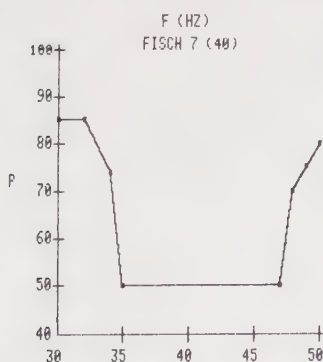
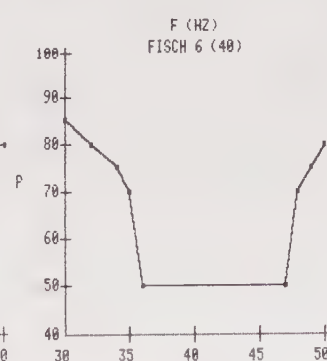
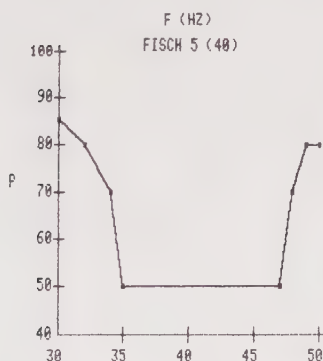
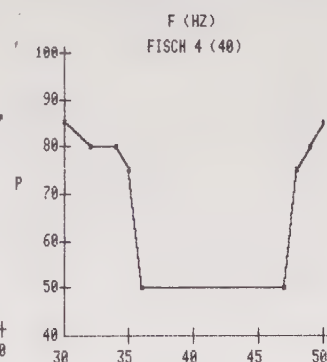
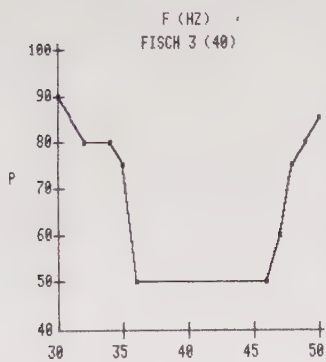
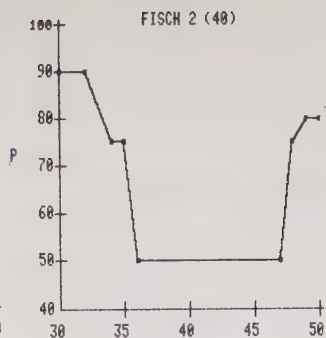
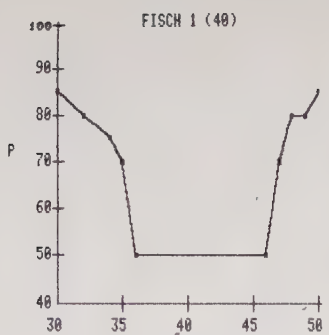
30 Hz gekstet gegen:

	Fische								Σ	Stand.- abw.
	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>	<u>V</u>	<u>VI</u>	<u>VII</u>	<u>VIII</u>		
15 Hz	90	85	90	90	90	85	90	85	88,1	2,6
20	90	90	90	90	90	80	85	85	87,5	3,8
22	85	85	85	85	80	85	90	85	85,0	2,7
24	75	80	80	70	80	75	85	85	78,8	5,2
25	70	60	70	50	70	50	70	75	64,4	9,8
26	50	50	50	-	50	-	50	50	50,0	0
40	85	80	90	85	90	90	90	90	87,5	3,8
38	90	80	85	85	90	90	80	90	86,3	4,4
37	75	70	75	80	80	75	85	70	76,3	5,2
36	75	60	70	75	75	70	75	50	68,8	9,2
35	70	50	50	50	50	50	50	-	52,5	7,1
34	50	-	-	-	-	-	-	-	50,0	0

40 Hz gekstet gegen:

	<u>I</u>	<u>II</u>	<u>III</u>	<u>IV</u>	<u>V</u>	<u>VI</u>	<u>VII</u>	<u>VIII</u>	Σ	Std.- abw.
30 Hz	85	90	90	85	85	85	85	95	87,5	3,8
32	80	90	80	80	80	80	85	90	83,1	4,6
34	75	75	80	80	70	75	75	70	75,0	3,8
35	70	75	75	75	50	70	50	60	65,6	10,8
36	50	50	50	50	-	50	-	50	50,0	0
50	85	80	85	85	80	80	80	85	82,5	2,7
49	80	80	80	80	80	75	75	85	79,4	3,2
48	80	75	75	75	70	70	70	70	73,1	3,7
47	70	50	60	50	50	50	50	50	53,8	7,4
46	50	-	50	-	-	-	-	-	50,0	0





F (HZ)

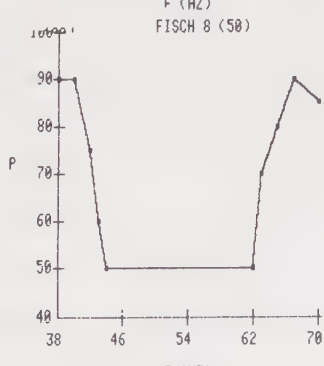
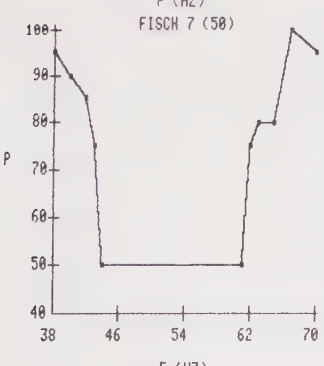
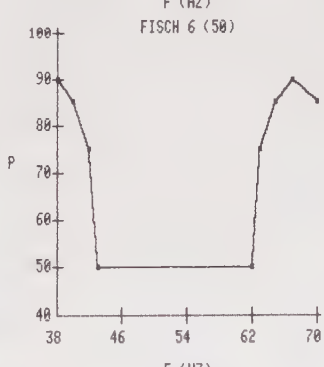
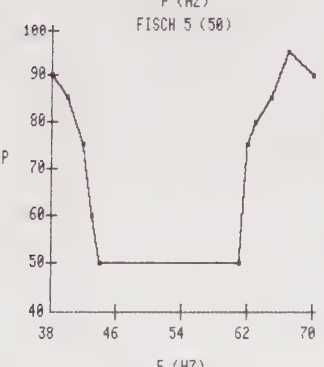
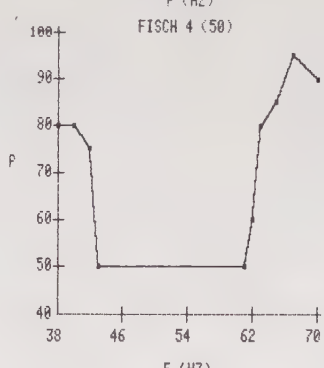
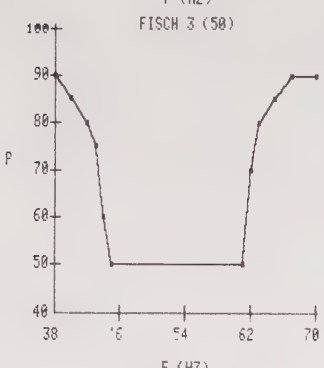
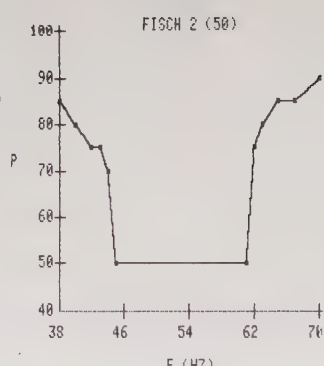
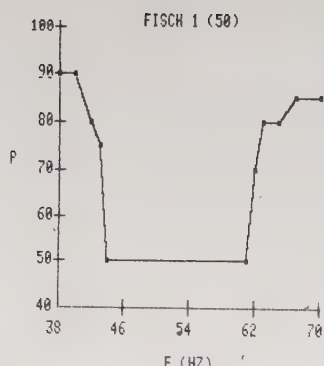
F (HZ)

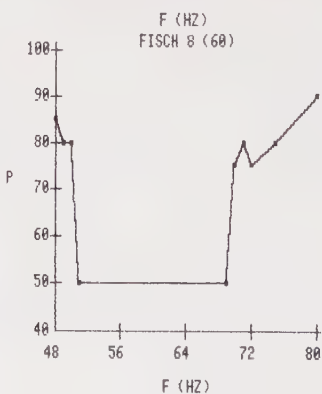
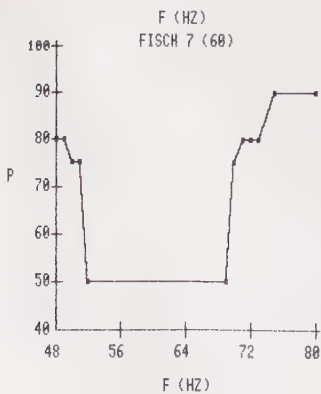
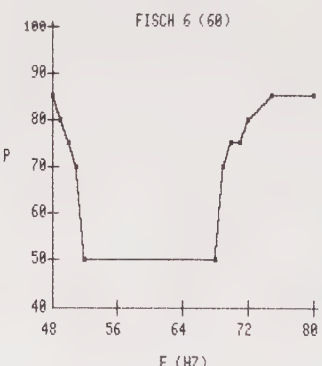
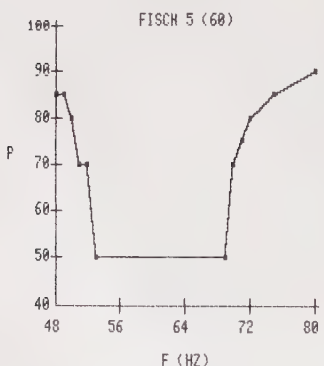
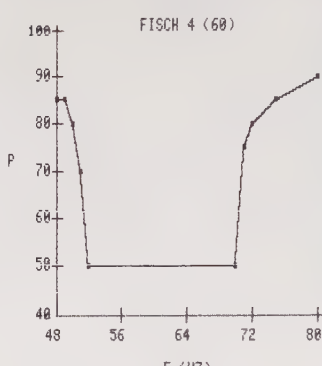
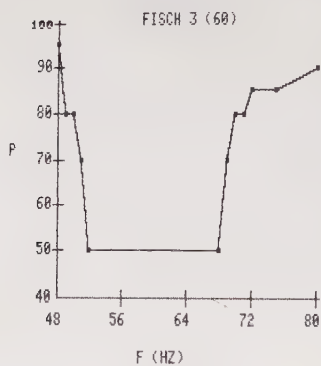
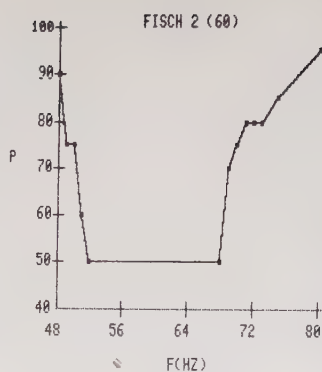
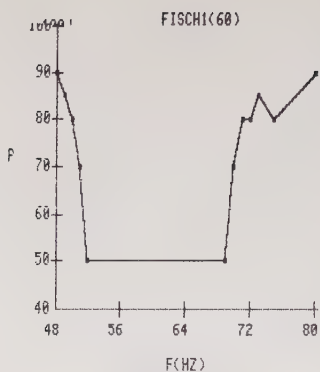
50 Hz gekeset gegen:

	Fische:								Std.- abw.
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
38 Hz	90%	85	90	80	90	90	95	90	88,8 4,4
40	90	80	85	80	85	85	90	90	85,6 4,2
42	80	75	80	75	75	75	85	75	77,5 3,8
43	75	70	75	50	60	50	75	60	65 11,3
44	50	50	60	-	50	-	50	50	53,8 7,4
45	-	-	-	-	-	-	-	-	50 0
70	85	90	90	90	90	85	95	85	88,8 3,5
62	85	85	90	95	95	90	100	90	91,3 5,2
65	80	85	85	85	85	85	80	80	83,1 2,6
63	80	80	80	80	80	75	80	70	78,1 3,7
62	70	75	70	60	75	50	75	50	65,6 10,8
61	50	50	50	50	50	-	50	-	50,0 0

60 Hz gekeset gegen:

	Fische:								Std.- abw.
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
80 Hz	90	95	90	90	90	85	90	90	90,0 2,7
75	80	85	85	85	85	85	90	80	84,4 3,2
73	85	80	-	-	-	-	80	-	-
72	80	80	85	80	80	80	80	75	80,0 2,7
71	80	80	80	75	75	75	80	80	78,1 2,6
70	70	75	80	50	70	75	75	75	71,3 9,2
69	50	70	70	-	50	70	50	50	57,5 10,4
68	-	50	50	-	-	50	-	-	50,0 0
53	-	-	-	-	50	-	-	-	50,0 0
52	50	50	50	50	70	50	50	-	52,5 7,2
51	70	60	70	70	70	75	75	50	67,5 8,5
50	80	7	80	80	80	75	75	80	78,1 2,6
49	85	75	80	85	85	80	80	80	81,3 3,5
48	90	90	95	85	85	85	80	85	86,9 4,6



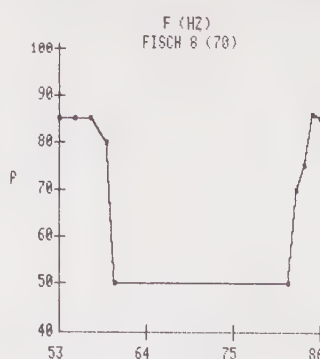
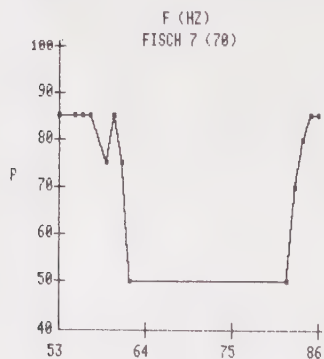
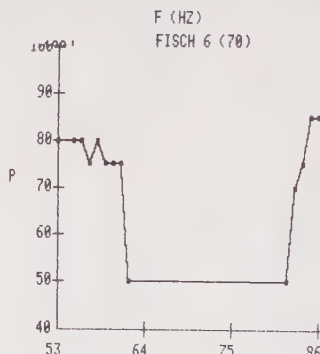
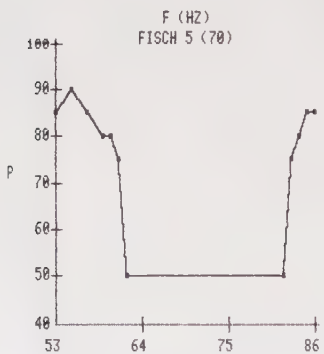
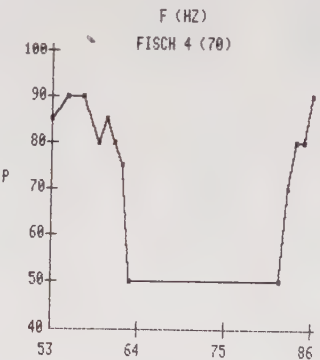
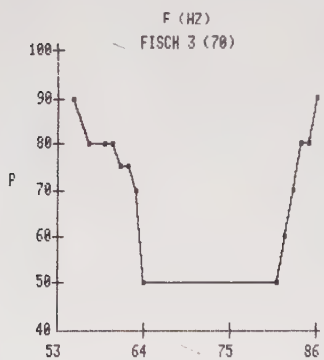
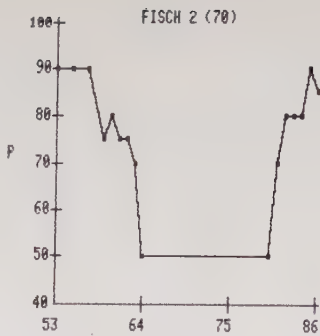
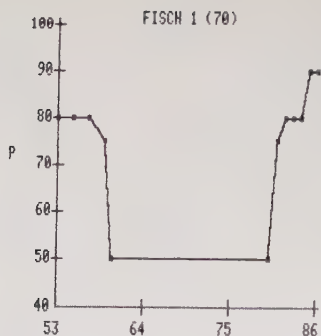


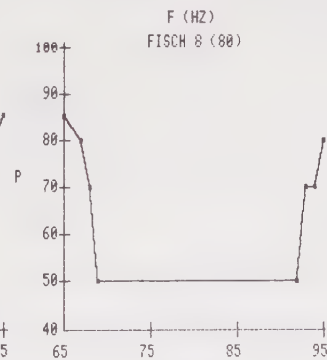
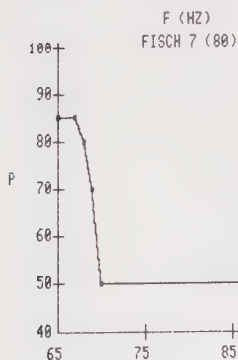
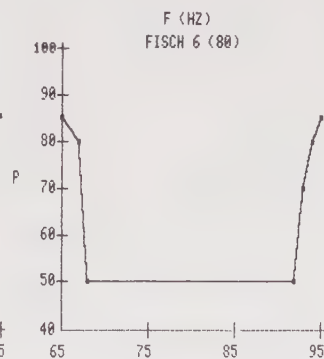
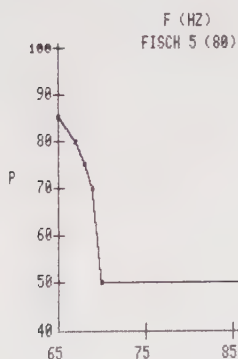
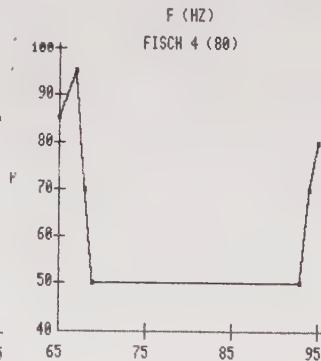
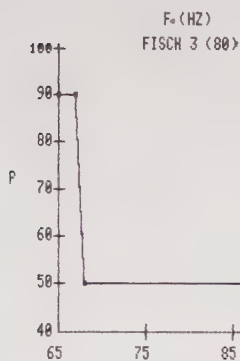
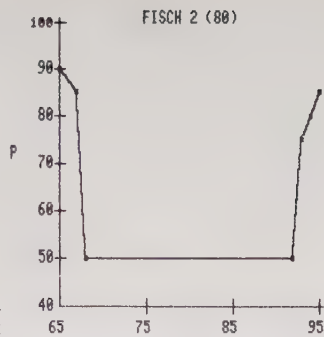
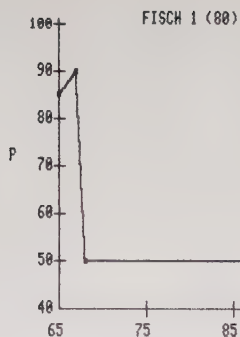
70 Hz getestet gegen:

		Fische								Std.- abw.
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
53 Hz	80%	90	85	85	85	80	85	85	84,4	3,2
55	80	90	90	90	90	80	85	85	86,3	4,4
56	-	-	-	-	-	80	85	-	-	-
57	80	90	80	90	85	75	85	85	83,8	5,2
58	-	-	-	-	-	80	-	-	-	-
59	75	75	80	80	80	75	75	80	77,5	2,7
60	50	80	80	85	80	75	85	50	73,7	14,6
61	-	75	75	80	75	75	75	-	69,4	12,1
62	-	75	75	75	50	50	50	-	59,4	12,9
63	-	70	70	50	-	-	-	-	55,0	9,3
64	-	50	50	-	-	-	-	-	50,0	0
86	90	85	90	90	85	85	85	85	86,9	2,6
85	90	90	80	80	85	85	85	85	85	3,8
84	80	80	80	80	80	75	80	75	78,8	2,3
83	80	80	70	70	75	70	70	70	73,7	4,6
82	80	80	60	50	50	50	50	50	58,8	13,5
81	75	70	50	-	-	-	-	-	55,6	10,5
80	50	50	-	-	-	-	-	-	50,0	0

80 Hz getestet gegen:

										Std.- abw.
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
65 Hz	85	90	90	85	85	85	85	85	86,3	2,3
67	90	85	90	95	80	80	85	80	85,6	5,6
68	50	50	50	70	75	50	80	70	61,9	13,1
69	-	-	-	50	70	-	70	50	55	9,3
70	-	-	-	-	50	-	50	-	50,0	0
96	90	85	85	80	80	85	80	85	83,8	3,5
95	85	85	85	80	85	85	85	80	83,8	2,3
94	80	80	85	70	80	80	80	70	78,1	5,3
93	70	75	80	50	75	70	75	70	70,6	9,0
92	50	50	70	-	50	50	70	50	55,0	9,3
91	-	-	70	-	-	-	50	-	52,5	7,1
90	-	-	50	-	-	-	-	-	50,0	0



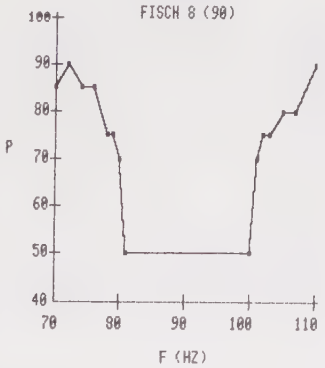
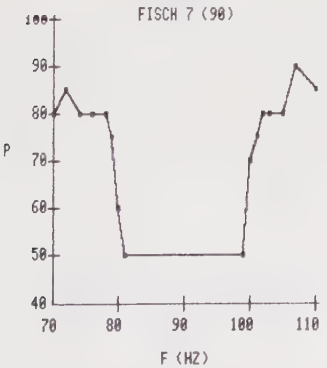
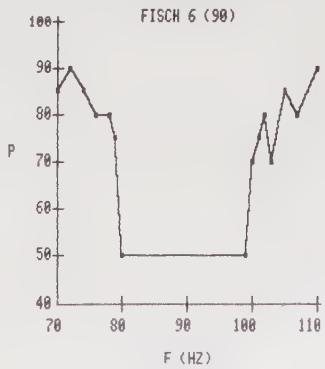
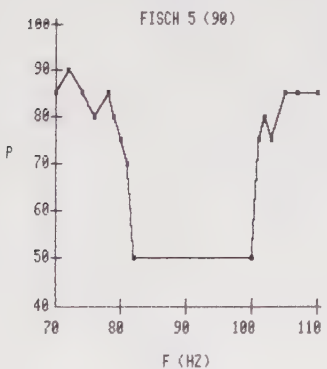
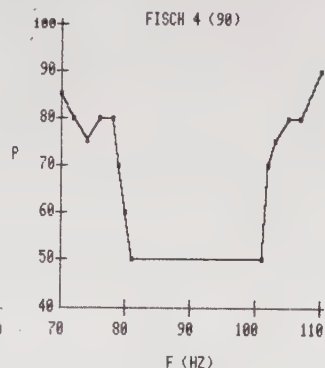
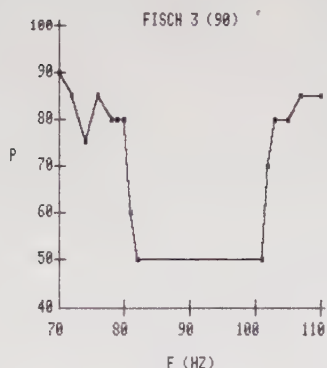
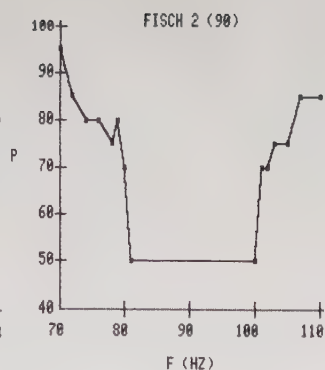
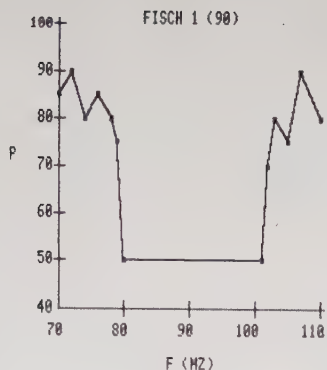


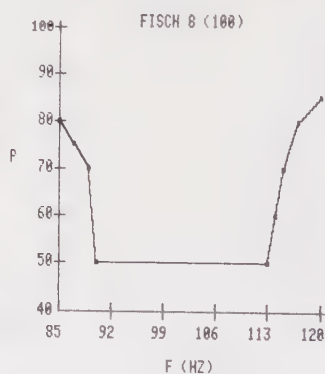
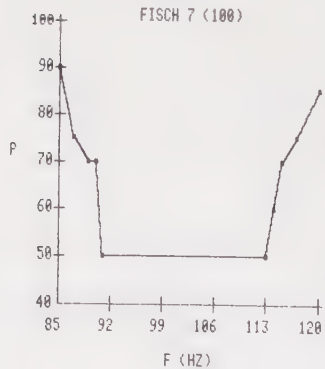
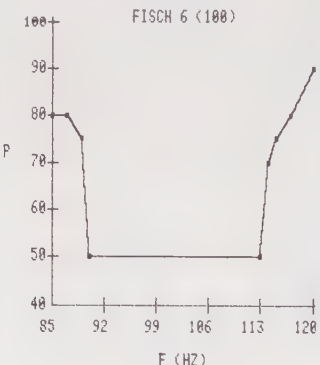
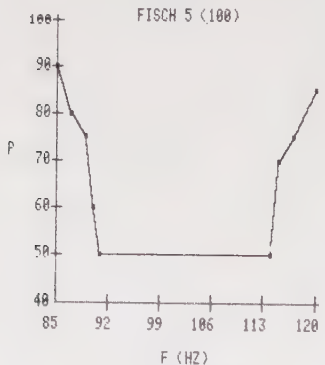
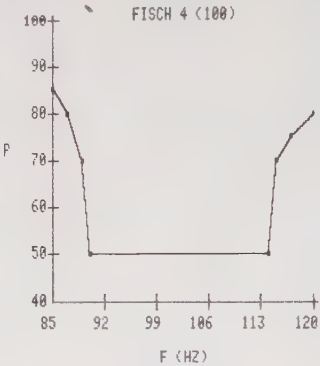
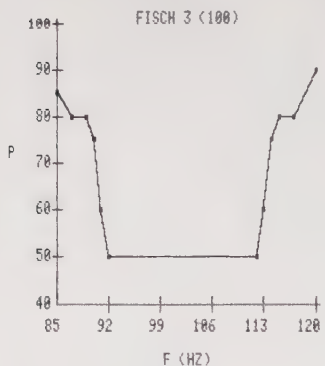
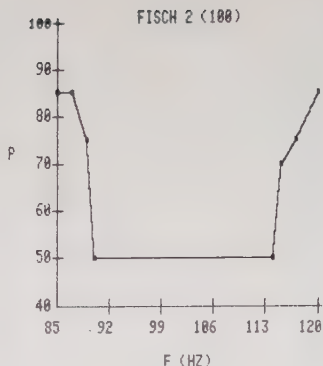
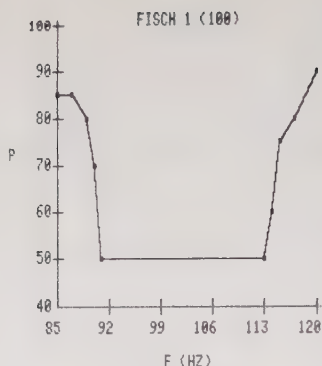
90 Hz gekesket gegen

	Fische								Std.	abws.
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Σ	
70 Hz	85	95	90	85	85	85	80	85	86,3	4,4
72	90	85	85	80	90	90	85	90	86,9	1,4
74	80	80	75	75	85	85	80	85	80,6	1,6
76	85	75	85	80	80	80	80	85	81,9	0,98
78	80	80	80	80	85	80	80	75	79,4	1,2
79	75	70	80	70	80	75	75	75	76,3	1,3
80	50	50	80	60	75	50	60	70	64,4	4,2
81	-	-	60	50	70	-	50	50	53,8	2,8
82	-	-	50	-	50	-	-	-	50,0	0
110	80	85	85	90	85	90	85	90	86,3	3,5
107	90	85	85	80	85	80	90	80	84,4	4,2
105	75	75	80	80	85	85	80	80	80,0	3,8
103	80	75	80	75	75	70	80	75	76,3	3,5
102	70	70	70	70	80	80	80	75	74,4	5,0
101	50	70	50	50	75	75	75	70	64,4	12,1
100	-	50	-	-	50	70	70	50	55,0	9,3
99	-	-	-	-	-	50	50	-	50,0	0

100 Hz gekesket gegen

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Σ	Std. abws.
120 Hz	90	85	90	80	85	90	85	85	86,3	3,5
117	80	75	80	75	75	80	75	80	77,5	2,7
115	75	70	80	70	70	75	70	70	72,5	3,8
114	60	50	75	50	50	70	60	60	59,4	9,4
113	50	-	60	-	-	50	50	50	51,3	3,5
112	-	-	50	-	-	-	-	-	50,0	0
85	85	85	85	85	90	80	90	80	85,0	3,8
87	85	85	80	80	80	80	75	75	80,0	3,8
89	80	75	80	70	75	75	70	70	73,1	3,7
90	70	50	75	50	60	50	70	50	56,3	9,2
91	50	-	60	-	50	-	50	-	51,3	3,5
92	-	-	50	-	-	-	-	-	50,0	0





LEBENS LAUF

Name: Bärbel Frühbeis
Geburtsdatum: 19.7.1956
Geburtsort: Frankfurt am Main
Staatsangehörigkeit: deutsch
Eltern: Gisela Frühbeis geb. Lippold
Karl-Xaver Frühbeis

Ausbildung:

1963-1966 Grundschule: Karl-von-Ibell-Schule, Ffm.-Höchst
1966-1975 Gymnasium; davon 1966-1971 Helene-Lange-Schule, Ffm.-Höchst, und 1971-1975 Main-Taunus-Gymnasium, Hofheim
1975 Beginn des Biologiestudiums (Diplom) an der Johannes Gutenberg Universität in Mainz im Wintersemester 1975/1976
1977 Vordiplomprüfung
1981 Abschluß der Diplom-Hauptprüfung
1981 Beginn der Doktorarbeit am Institut für Zoologie III (Biophysik) bei Prof. Dr. C. v. Campenhausen

